

Handbuch der Pflanzenanatomie

unter Mitwirkung zahlreicher Fachmänner herausgegeben von

K. Linsbauer

Professor der Anatomie und Physiologie der Pflanzen und
Vorstand des pflanzenphysiolog. Inst. d. Universität Graz

I. Abteilung 1. Teil: Cytologie

Band I

Zelle und Cytoplasma

VON

Henrik Lundegårdh

Dozent an der Universität in Lund und
Vorstand der pflanzenphysiolog. Station auf Hallands Väderö

Mit 195 Textfiguren

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1922

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten
Copyright, 1922, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Druck von E. Buchbinder (H. Duske), Neuruppin

Vorwort

„Omne agens agit per suam formam.“
(THOMAS AQUINAS, Sum. th. I, 3, 22).

Ein Handbuch, das die Ergebnisse der wissenschaftlichen Pflanzenanatomie darzustellen beabsichtigt, braucht wohl seine Daseinsberechtigung nicht ausführlich zu erweisen. Die Vielgestaltigkeit des Objektes, die Verschiedenartigkeit der Gesichtspunkte und Ziele der anatomischen Spezialuntersuchungen haben eine für den Einzelnen nicht mehr kritisch zu übersehende Fülle von Tatsachen zutage gefördert, die oft, wenn sie nicht gerade einem zeitgemäßen Interesse begegnen, in Fachzeitschriften ein verborgenes Dasein führen. Sollen diese nicht zum Friedhofe wissenschaftlicher Gedanken und Ergebnisse werden, dann ist eine zeitweilige Sichtung und kritische Verarbeitung des angehäuften Materials ein Gebot wissenschaftlicher Ökonomie.

Gewiß fehlt es nicht an zusammenfassender Darstellung pflanzenanatomischer Forschungsergebnisse. Das wertvollste Handbuch indessen, die unvergleichliche Leistung eines DE BARY, dessen vergleichende Anatomie man mit Recht als den Abschluß der deskriptiven Periode der anatomischen Forschung bezeichnete, ist, wenngleich noch immer unentbehrlich, heute veraltet. Auf histologischem Gebiete hat sich eine neue Richtung Bahn gebrochen, die „physiologische Anatomie“, die in HABERLANDT ihren hervorragendsten Vertreter gefunden hat. Sie konnte indessen, wollte sie ihr Daseinsrecht behaupten, naturgemäß nur solche Forschungsergebnisse assimilieren und zur Darstellung bringen, die sich auf gleichem Wege bewegten, so daß alles abseits Gelegene wie die Cytologie oder die Anatomie der Thallophyten, der Fortpflanzungsorgane u. a. m. nur eine beschränkte Berücksichtigung finden konnte. Andere Darstellungen behandeln wieder nur einen für einen bestimmten Leserkreis ausgewählten Teil des Gesamtgebietes oder verarbeiten es, wie etwa SOLEREDERS Handbuch der systematischen Pflanzenanatomie, von einem ganz speziellen Gesichtspunkte aus. Das vorliegende Handbuch will und kann weder diese noch andere Lehr- und Handbücher ersetzen, sein Ziel ist ein anderes; es soll das Gesamtgebiet der Pflanzenanatomie einschließlich der Embryologie in umfassender Weise unter tunlichster Verwertung der vorhandenen, kritisch gesichteten Literatur und gegebenen Falles ergänzt durch eigene Untersuchungen darstellen und so künftiger Forschung einerseits den dornigen Weg literarischer Vorarbeiten ebnen und andererseits die Stellen aufzeigen, von denen aus ein weiteres Vordringen in wissenschaftliches Neuland Erfolge verspricht.

Ein so umfangreicher Stoff kann natürlich nicht von einem einzelnen Bearbeiter geformt und gemeistert werden; dem Ziele kann nur durch

die tätige Mitarbeit einer größeren Zahl von Fachmännern nahe gekommen werden, welche durch eigene Erfahrung mit der bearbeiteten Materie vertraut sind. Daß dabei die Einheitlichkeit der Darstellung eine gewisse Einbuße erleidet, ist unvermeidlich; sie wird noch dadurch verstärkt, daß nicht ohne Absicht Vertreter verschiedener Richtungen und Schulen zur Mitarbeit gebeten wurden. Sobald indessen nur die Darstellung über das nötige Maß von Objektivität verfügt, werden selbst einander widersprechende Meinungen in einem für Forscher und nicht für Studierende bestimmten Handbuche kaum störend empfunden werden; hier ausgleichend einwirken zu wollen, fühlte sich der Herausgeber weder berufen noch berechtigt. Die Anatomie hat zudem kein Selbstständigkeitsrecht, sie steht im Dienste verschiedenartiger Wissensgebiete wie der Physiologie und Systematik, der Entwicklungsgeschichte und angewandter Disziplinen und ist daher in ihren Teilen sehr verschieden durchgebildet. Um alle Ergebnisse zu erfassen, durfte sich daher auch das Handbuch nicht auf eine bestimmte Richtung festlegen. Wenngleich im allgemeinen im Geiste der physiologischen Anatomie die Beziehung zwischen Struktur und Funktion betont werden soll, so darf auch die entwicklungsgeschichtliche Seite nicht vernachlässigt werden und manche Teile, man denke etwa an die Anatomie der Früchte und Samen, werden nach dem heutigen Stande der Wissenschaft nur einer vorwiegend deskriptiven Behandlung zugänglich sein. In diesen und ähnlichen Fällen scheint es dem Herausgeber überhaupt besser, das vorhandene Tatsachenmaterial einfach zu sammeln und kritisch zu sichten, um es für weitere Forschungen bereitzustellen, als daran ohne zureichende Begründung teleologische Spekulationen zu knüpfen und durch Phantasie fehlende Einsicht zu verdecken.

Eine besondere Schwierigkeit lag in der Art der Disponierung des Ganzen und der Abgrenzung der einzelnen Stoffgebiete; zwischen logisch-wissenschaftlichen Gründen und praktischen Erwägungen waren manche Kompromisse zu schließen. Auch tunlichste Rücksichtnahme auf besondere Wünsche und wissenschaftliche Neigungen der Mitarbeiter blieb nicht ohne Einfluß auf die Disposition; freie Bahn für die Entfaltungsmöglichkeit der wissenschaftlichen Persönlichkeit schien mir wertvoller als starres Festhalten an logisch-einwandfreier Begrenzung.

Das gesamte Stoffgebiet der Anatomie wurde in einen „allgemeinen“ und in einen „speziellen“ Teil gegliedert, der erstere soll Cytologie und Histologie umfassen, wenngleich diese das Beiwort „allgemein“ insofern nur in einem beschränkten Sinne verdient als sie sich doch wesentlich nur auf die bei den Cormophyten anzutreffenden Verhältnisse stützt. Der spezielle Teil, als Organologie einschließlich der Embryologie gedacht, wird den Bau des Thallus sowie der Organe der Cormophyten zur Darstellung bringen und im Anschluß an den vegetativen Aufbau den Bau der Fortpflanzungsorgane und die Embryologie schildern. Mit dem Ausdruck „speziell“ wollen wir nur andeuten, daß den großen systematischen Gruppen eine besondere Darstellung zuteil wird, doch soll sie auch hier innerhalb derselben von allgemeinen Gesichtspunkten getragen sein.

Die Trennung der Histologie von der Organologie schien mir durchaus zweckmäßig und im Interesse einer übersichtlichen Disponierung gelegen zu sein. Handelt es sich in der Histologie um die Darlegung

der Eigentümlichkeiten der verschiedenartigen Gewebetypen und deren Beziehung zu der ihnen obliegenden Leistung, so soll die Anatomie der Organe vorwiegend deren Aufbau aus Geweben verschiedener physiologischer Wertigkeit und die Topographie der Gewebe sowie ihre spezielle Ausbildung in Hinblick auf das Ganze und die Verhältnisse der Umwelt darstellen.

Wenn bei dieser Art der Darstellung auch gelegentlich Wiederholungen nicht vollständig vermieden werden können — bei dem Ineinandergreifen der einzelnen Stoffgebiete wird man ihnen nie ganz entgehen können — so bietet sie m. E. doch besondere Vorteile. Die Anatomie der Organe, die bisher einer zusammenhängenden und ausführlichen Darstellung überhaupt entbehrte, fußt auf der Gewebelehre; indem dieser eine gesonderte Behandlung zuteil wird, kann jene nach den ihr eigenen Gesichtspunkten freier und übersichtlicher disponiert werden, da sie die allgemeinen anatomisch-physiologischen Charakteristika der Gewebesysteme nicht mehr zu berücksichtigen braucht.

Die weitere Gliederung der Cytologie und Organologie war im großen und ganzen von selbst gegeben. Schwieriger gestaltete sich nur die Disponierung des histologischen Teiles. Wenngleich ich an den Prinzipien der physiologischen Anatomie festhielt, so glaubte ich doch in einigen Einzelheiten von der durch HABERLANDT begründeten Abgrenzung der einzelnen Gewebesysteme abweichen zu sollen, wofür teils praktische teils prinzipielle Erwägungen Anlaß gaben.

Wie üblich und naturgemäß wird auch in diesem Handbuche die Histologie mit der Darstellung der Meristeme eingeleitet werden, doch möchte ich sie nicht den übrigen Gewebesystemen koordiniert wissen. Eine physiologische Funktion können nur differenzierte, also Dauergewebe übernehmen; daß sich die Bildungsgewebe zu bestimmten Elementen differenzieren, darin liegt ihre „prospektive Bedeutung“ im Sinne von DRIESCH, nicht aber eine „Funktion“, zu der nur ein Organ, d. h. ein im Sinne seiner Aufgabe differenzierter Teil des Organismus befähigt ist. Desgleichen möchte ich das „Durchlüftungssystem“ aus den physiologischen Gewebetypen ausschließen, denen es seiner Natur nach nicht gleichwertig ist. Die jeweilige Ausbildung der dem Gaswechsel dienenden Interzellularen gehört vielmehr wesentlich zur Charakteristik der einzelnen Gewebesysteme selbst und wird dort im einzelnen zu behandeln sein; einleitend sollen nur die allgemeinen Eigenschaften der Interzellularen und die Modalitäten ihrer Bildung dargestellt werden.

Was die Dauergewebe betrifft, so wird dem Hautgewebe und den mechanischen Geweben die Darstellung der Leitungsgewebe und derjenigen Gewebe folgen, auf deren Leistung die Stoffwechseltätigkeit des Pflanzenorganismus vornehmlich beruht. Das bezeichnende Element dieser Gewebe ist die parenchymatische Zelle, weshalb ich die hierhergehörigen Systeme als „trophisches Parenchym“ zusammenfassen will. Als physiologisch selbständige Gewebe sollen die physiologischen „Scheidengewebe“ und die „Trennungsgewebe“ eine besondere Darstellung erfahren. Dagegen konnte ich mich nicht entschließen, die von HABERLANDT aufgestellten Typen der Reizleitungs- und Sinnesgewebe als besondere Gewebesysteme aufzunehmen, da die Anschauungen über die ihnen zugeschriebene Funktion noch allzusehr divergieren und das Handbuch

nicht schon durch die Disponierung eine präjudizierende Stellung einnehmen will.

Auf die pathologischen Erscheinungen an Zellen und Geweben wird nur gelegentliche Rücksicht genommen werden können; auf eine zusammenhängende Darstellung konnte umso eher verzichtet werden, als sie gegenüber KÜSTERS allgemein verbreitetem Werke nichts Neues hätte bringen können. Hingegen glaubte der Herausgeber, daß manchem Leser eine zusammenfassende Anatomie der Gallen erwünscht sein dürfte, die im Anhang an die Histologie gebracht werden soll. Mit besonderer Genugtuung begrüßt es der Herausgeber, daß das Handbuch in der Lage ist, der experimentellen Anatomie einen eigenen Abschnitt aus der Feder eines berufenen Vertreters einer zukunftsreichen Disziplin zu widmen, so daß dieses ebenso fesselnde als wichtige Arbeitsfeld hier eine erste zusammenfassende Darstellung findet. Im übrigen genügt es wohl, in bezug auf die Disponierung auf die Inhaltsübersicht zu verweisen; ob sich die Gruppierung des Stoffes als zweckentsprechend bewähren wird, muß der Gebrauch entscheiden.

Wenn das Handbuch, das ich hiermit der Kritik der Fachkreise übergebe, den erhofften Nutzen zu bringen vermag, so ist es in erster Linie jenen Herren Fachkollegen zu danken, die sich in den Dienst der Mitarbeit gestellt haben: ihnen gebührt vor allem der Dank des Herausgebers, dem sich der Wunsch verbindet, daß ihrer gewissenhaften und zeitraubenden Arbeit ein entsprechender Erfolg beschieden sei. Dank schulde ich insbesondere aber auch dem geschätzten Verlag. Ohne sein aufmunterndes Entgegenkommen wäre der lang gehegte Plan kaum zur endlichen Reife und gerade in Deutschlands schwersten Tagen zur Durchführung gelangt. Die reiche illustrative Ausstattung, die dem Werke gegeben werden konnte, legt an sich schon Zeugnis ab für das verständnisvolle Eingehen des Verlages auf die Wünsche des Herausgebers und der Mitarbeiter. Endlich danke ich allen jenen, die mich sonst durch Rat und Tat bei der Herausgabe unterstützten und knüpfte daran die an die Fachkollegen des In- und Auslandes gerichtete Bitte, dem Handbuche ihre Unterstützung und Förderung zuteil werden zu lassen.

Graz, im November 1921

Der Herausgeber

Inhaltsverzeichnis

Einleitung: Übersicht über die Geschichte der Pflanzenanatomie und der Zellenlehre		Seite
A. Die Entwicklung der Anatomie		3
1. Die Anfänge der Pflanzenanatomie		3
2. Ansichten über Entwicklung und Zellentstehung		11
3. Keime einer Zellenlehre		13
4. Metamorphosenlehre		15
5. Die eigenen Gefäße		16
6. Die Gefäßbündel		18
7. Das Problem des Dickenwachstums und anschließende Fragen		21
8. Fortschritte der Gewebelehre und Entwicklungsgeschichte seit 1850		26
9. Die Tüpfel		27
10. Die Epidermis		31
11. Gewebesysteme. Klassifikation der Gewebe		33
B. Die Entwicklung der Zellenlehre		35
1. Entstehung und Fortpflanzung der Zellen		35
2. Kernteilung. Chromosomen		43
3. Das Cytoplasma		48
4. Wachstum. Membranbildung		50
5. Zellentheorie		52
6. Zusammenfassung und Schluß		57
Literatur zur Einleitung		61
Erster Abschnitt: Die Zelle		
I. Zelle und Protoplast. Definition und Nomenklatur		63
Schlußbemerkungen		68
II. Die Bedeutung der morphologischen Gliederung der Zelle		69
1. Gliederung in Kern und Cytoplasma		69
2. Phylogenie des Kernes		71
3. Bedeutung der Kernteilung und der Chromosomen		73
4. Bedeutung des Kernes für die Cytoplasmfunktionen		74
5. Beeinflussung des Kernes durch das Cytoplasma		76
6. Die Plastiden		78
7. Die alloplasmatischen Bildungen		80
III. Lagerung und Symmetrieverhältnisse in der Zelle		81
1. Normale Lagerung im Protoplasten		82
2. Umlagerungen bei Funktionsänderung		87
3. Einfluß äußerer Bedingungen		90
IV. Größe der Zelle		91
1. Teilungsgröße und endgiltige Größe		92
2. Beziehungen zwischen Kerngröße und Zellgröße		94
3. Die absolute Größe der somatischen Zellen		98
4. Beziehungen zwischen Zellgröße und Organgröße		103

	Seite
V. Form der Zelle	106
1. Allgemeines über die Formbildung bei freien Zellen	106
2. Die Formen der freilebenden Elementarorganismen	109
3. Die Zellformen in Geweben	111
4. Abnorme Zellformen	114
5. Der Einfluß des morphologischen Ortes auf die Zellform	118
6. Formumwandlung bei Funktionsänderungen	120
VI. Die Mittel, durch welche die Protoplasten in Verbindung miteinander treten	123
A. Plasmodesmen	125
1. Vorkommen	125
2. Beschaffenheit und Entstehung	131
3. Funktion der Plasmodesmen	134
B. Zellfusion. Symplastenbildung	137
1. Gefäße	137
2. Milchröhren. Sekretbehälter	138
3. Zellfusionen bei Pilzhypen	138
4. Siebröhren	140
5. Periplasmodien	142
6. Fusionen unter besonderen Umständen	142
7. Sexuelle Fusionen	143
8. Schlußbemerkungen über die Bedeutung der Zellfusionen	146
VII. Die morphologisch-physiologische Bedeutung und die möglichen Ursachen des zelligen Baues	150
VIII. Die Anordnung der Zellwände in den Geweben	155
IX. Typen der Zellverbände	164
1. Aggregate und Kolonien	164
2. Zellige Individuen	166
3. Gewebe	167
X. Die Gewebearten und Gewebesysteme	171
1. Begriffsbestimmung	171
2. Die Gewebe vom physiologischen Standpunkte	173
3. Die Gewebe vom entwicklungsmechanischen Standpunkte	176
4. Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie	182
XI. Die physikalische und chemische Organisation der Zelle	185
A. Die allgemeine physikalische Organisation	185
1. Der kolloidale Zustand	185
2. Die Bedeutung des kolloidalen Zustandes für die Lebenserscheinungen	190
3. Konsistenz, Oberflächenspannung, vektorielle Struktur (Kristallinität)	193
4. Physikalische Organisation und Formbildung	195
B. Die allgemeine chemische Organisation	196
1. Die chemische Heterogenität des Plasmas	196
2. Die chemischen Bausteine des Protoplasmas	198
C. Die Zelle als dynamisches System. Theorien der Elementarstruktur	207
1. Das dynamische Gleichgewicht und seine Bedingungen	207
2. Die Reaktionsgeschwindigkeit in der Zelle und die Mittel sie zu verändern	208
3. Gleichgewichtsänderungen in den chemischen Systemen	211
4. Energetik der Zelle	212
5. Die Gliederung des Stoffwechsels	214
6. Theorien der Elementarstruktur der Zelle	217

Zweiter Abschnitt: Das Cytoplasma

	Seite
I. Morphologie, Struktur und Aggregatzustand	225
1. Charakteristik, Nomenklatur	225
2. Bemerkungen über die cytologische Methodik	227
II. Die Form des Cytoplasmakörpers	235
III. Die feinere Struktur des Cytoplasmas	242
1. Ältere Beobachtungen	243
2. Sonderung in Hautschicht und Körnerschicht. Das Cytoplasma eine Emulsion	243
3. Fädige Differenzierungen. Gerüsttheorien	244
4. Das Hyaloplasma	245
5. Theoretische Vorstellungen. Fixierungsbilder	245
6. Die Wabentheorie	249
7. Die Polymorphie des Cytoplasmas	252
8. Die Bedeutung physikalischer Analogien für die Erforschung der Cytoplasmastrukturen. Fibrilläre Strukturen	254
IV. Aggregatzustand. Degenerationserscheinungen	257
1. Der flüssige Zustand des Cytoplasmas	258
2. Zähflüssige bis feste Zustände	262
3. Pathologische Änderungen von Form, Struktur und Aggregatzustand des Cytoplasmas	264
4. Nekrobiose	273
V. Alloplasmatische Bildungen	280
1. Die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese und der Zellteilung	281
a. Polplasmen und Polstrahlungen	282
b. Die Teilungsspindel	289
c. Der Phragmoplast	296
VI. Die Cytosomen	297
VII. Die Hautschicht	310
1. Beschaffenheit von Hautschicht und Vakuolenwand	310
2. Entstehung der Hautschicht	314
3. Die Funktion der Hautschicht	317
VIII. Vakuolen und Saft Raum	320
1. Vorkommen und Bedeutung der Vakuolen	320
2. Besondere Arten von Vakuolen	323
3. Kontraktile Vakuolen	326
4. Die Aggregation	331
IX. Die Cilien	333
1. Vorkommen und Beschaffenheit der Cilien	333
2. Entstehung der Geißeln und ihre morphologischen Beziehungen zum Cytoplasma und zum Kern	337
3. Rückbildung und Degeneration der Cilien	346
4. Die Funktion der Cilien	347
X. Die Bewegungen des Cytoplasmas	351
1. Amöboide Bewegungen (Pseudopodienbildung)	351
a. Verbreitung und Charakteristik	351
b. Näheres über Pseudopodienbildung und amöboide Bewegung	354
c. Einfluß äußerer Bedingungen	358
d. Die Bewegungen in den Plasmodien der Myxomyceten	359

	Seite
2. Protoplasmaströmung in behäuteten Zellen	363
a. Verbreitung und Charakteristik	363
b. Der Einfluß äußerer Bedingungen auf die Cytoplasmaströmung	374
c. Ökologische Bedeutung der Protoplasmaströmung	378
d. Mechanik der Protoplasmaströmung	379
Literatur zu Abschnitt I, Kapitel I—X	381
" " " I, " XI	385
Literatur zu Abschnitt II	388
Autorenregister	395
Sachregister	400
Revision der Anthophyten-Namen	403
Berichtigungen	404

I. Abteilung:

Allgemeiner Teil

I. Band:

Einleitung: Geschichte der Pflanzenanatomie und Zellenlehre
(LUNDEGÅRDH)

1. Abschnitt: Die Zelle (LUNDEGÅRDH)
2. Abschnitt: Das Cytoplasma (LUNDEGÅRDH)

Einleitung

Übersicht über die Geschichte der Pflanzenanatomie und der Zellenlehre

von

HENRIK LUNDEGÅRDH

A. Die Entwicklung der Anatomie¹⁾

1. Die Anfänge der Pflanzenanatomie

Vor der Erfindung des Mikroskops am Anfang des siebzehnten Jahrhunderts hat man nicht viel über das innere Aussehen der Pflanze gewußt. Dies mag wohl darin seinen Grund haben, daß die Gewebe der Pflanzen keine so augenfälligen Verschiedenheiten in Form und Farbe zeigen wie die tierischen inneren Organe und Gewebe. Immerhin hätte man doch mit gutem Willen und Aufmerksamkeit schon makroskopisch vieles entdecken können, was erst später, in den Tagen der mikroskopischen Anatomie, aufgefunden wurde, z. B. die Anordnung der Gewebe in der Rinde der Bäume und im Stamm krautartiger Gewächse, den Bau vieler Früchte usw. Aber der eigentliche Grund der späten Entwicklung der Pflanzenanatomie ist wohl darin zu suchen, daß man kein Interesse an reiner Strukturbeschreibung hatte, so lange nicht durch das Vergrößerungsglas das Sehen selbst interessant und phantasieerregend wurde. Dies ersieht man auch daraus, daß die Urheber der Pflanzenanatomie, MALPIGHI und GREW ausgesprochen physiologische Anatomen waren; das Gesehene wurde gleich theoretisch verwertet, man hat scharfsinnige Erwägungen angestellt, um die Funktion der Strukturen zu enthüllen und hierbei spielten Analogien mit tierischen Verhältnissen eine sehr große Rolle. Die Gefäße wurden als Tracheen oder Lungen gedeutet, die Milchsaftegefäße als Blutadern usw. Es hat geraume Zeit gedauert, bis man endlich die pflanzlichen Funktionen in ihrer Eigenart erkannte und hierauf eine anwendbare physiologische Anatomie bauen konnte. Dann hat, namentlich betreffs der Zellenlehre, die Tierkunde umgekehrt vieles von der Botanik geholt.

Was man im Altertum und Mittelalter vom Bau und Wesen der Pflanzen gewußt oder vermutet hat, scheint hauptsächlich auf die Schriften von ARISTOTELES und seinem Schüler THEOPHRAST basiert zu sein.

¹⁾ Vgl. die Darstellungen in SACHS (1868) und GREEN (1909).

Leider ist ARISTOTELES' vollständiges Werk über die Pflanzen, das sowohl von ihm selbst wie von ATHENAEUS und DIOGENES LAERTIUS häufig erwähnt wird, verloren gegangen und man hat sich, um eine Vorstellung von seinen Ansichten über die Pflanzen zu gewinnen, mit mühsam zusammengetragenen Bruchstücken aus seinen übrigen biologischen Schriften begnügen müssen, die aber nichts Anatomisches enthalten. Besser unterrichtet sind wir über THEOPHRASTS botanische Ansichten, wie sie in seinem Werk von den Ursachen der Pflanzen enthalten sind. Als den Pflanzenkörper aufbauende Elemente unterscheidet er Fasern, Adern und Fleisch. Die Fasern sind sichtbare Fäden, bzw. Nerven in der Rinde, im Holz und in den Blättern, kurz unsere Gefäßbündel und Sklerenchymstränge. Die Adern (*φλέβες*) sollen die besonderen Säfte leiten und entsprechen wohl den Harz- und Milchgefäßen. Unter „Fleisch“ versteht er endlich etwa dasselbe, was GREW Parenchym oder SACHS Grundgewebe genannt hat. Wie sich die verschiedenen Teile der Pflanzen aus diesen drei Bestandteilen zusammensetzen, darüber liegen bei THEOPHRAST gewisse Angaben vor. So hat er z. B. bemerkt, daß die Palmen kein eigentliches Mark besitzen.

Das ganze Mittelalter bezeichnet für die Pflanzenkunde, wie für andere unter der Pflege der großen Griechen hervorgesprossenen Zweige der Naturwissenschaft einen sterilen Zeitraum. Auch nicht während der Renaissance, wo doch Männer wie VESAL und LEONARDO DA VINCI großes Verdienst um den Fortschritt der menschlichen Anatomie erworben haben, sind irgendwelche Neuerungen auf dem Gebiet der Pflanzenanatomie oder der Botanik überhaupt zu verzeichnen. Während dieser Zeit interessierte man sich vorwiegend für die Pflanzen als Heilmittel. Eine Wiederbelebung der ARISTOTELESschen Botanik begegnet einem in den Schriften CAESALPINS, der sich auf ähnliche Weise wie sein Vorbild über das Ernährungsleben der Pflanze ausläßt. ARISTOTELES hatte ja den Pflanzen eine „ernährende Seele“ zugeschrieben mit dem Sitz im Mark. Nach CAESALPIN sei die Pflanzenseele vorwiegend an dem Wurzelhals konzentriert. Durch die Tätigkeit der Seele wird Nahrung vom Humus aufgesogen und durch verschiedene Gefäße oder Adern in die einzelnen Organe befördert. Von den Beobachtungen CAESALPINS sei erwähnt, daß die Wurzel gewöhnlich des Marks entbehrt und daß die Partie unter der Rinde, die beim Stamm verholzt zu sein pflegt, dort weich und fleischig erscheint. Auch über die Zusammensetzung der Blätter, Blüten und Früchte hat CAESALPIN in großen Zügen gesprochen.

Mit der Erfindung des Mikroskops und der ersten Verbesserung desselben im siebzehnten Jahrhundert war die Vorbedingung der eigentlichen Pflanzenanatomie, die ja durchgehends mikroskopische Anatomie ist, erfüllt. Wenige Jahre nach dem Erscheinen der Mikrographie HOOKES, wo zum ersten Mal von der mikroskopischen Struktur der Pflanzen die Rede ist, wurden die grundlegenden Werke von MALPIGHI und GREW veröffentlicht, von denen namentlich GREWs *Anatomy of plants* sich so gründlich mit dem Gegenstand beschäftigt, daß man in mehr als einem Jahrhundert nachher kaum etwas hinzuzufügen gewußt hat. Schon aus diesem Umstand kann man ersehen, daß die Entwicklung der Pflanzenanatomie nicht immer gleichen Schritt mit der weiteren Verbesserung der Instrumente hielt. Wenn der Geist fehlt, sieht das Auge auch mit guten Gläsern nichts. Auch die Präparation der Objekte spielt ja eine

große Rolle für die Reinheit des mikroskopischen Bildes, und namentlich in der Periode der wiederbelebten Forschung zu Beginn des neunzehnten Jahrhunderts dürften viele Streitigkeiten über Gefäßbau, Tüpfeln usw. teilweise auf ungeschickte Präparation zurückzuführen sein. Andererseits leuchtet ohne weiteres ein, daß die feinsten Strukturverhältnisse der Zellenwand sowie des Zellinhaltes erst mit vorzüglichen Mikroskopen Gegenstände eines aussichtsvollen Erforschens werden konnten. Schon

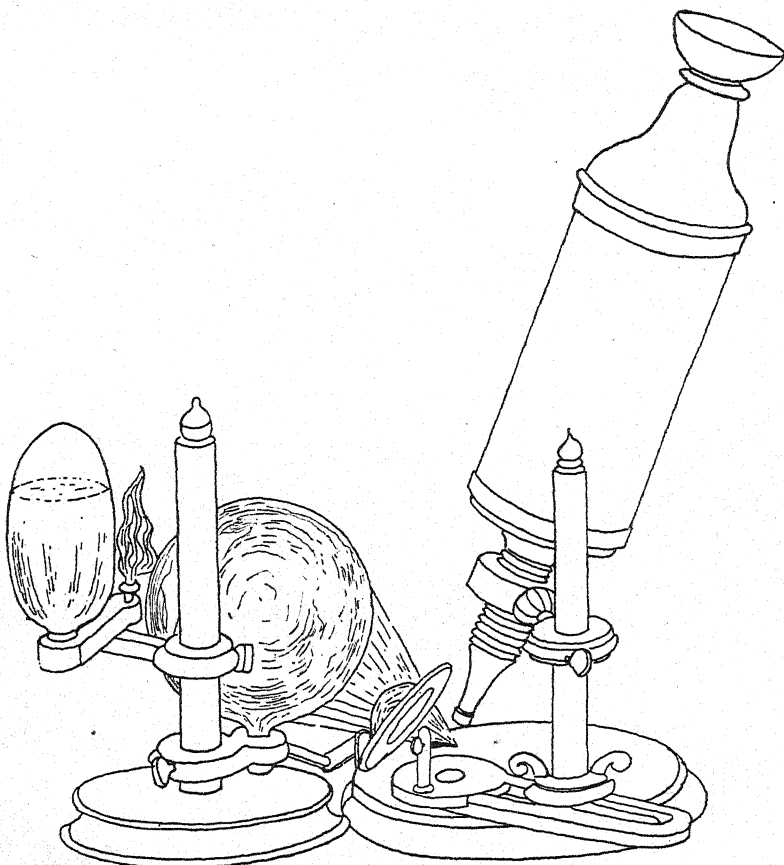


Fig. 1. Das Mikroskop ROB. HOOKE'S. Aus HOOKE 1667.

in den vierziger Jahren des vorigen Jahrhunderts war man jedoch im Besitz relativ so guter optischer Systeme, daß die wesentlichsten Fragen der Pflanzenanatomie ihrer Lösung entgegengingen, während die moderne Cytologie erst durch die Erfindung der Apochromate und namentlich des ABBESchen Beleuchtungsapparates ermöglicht wurde. Für die Cytologie ist ja auch die Präparation (Fixierung, Schneiden, Färben) noch viel wichtiger als für die Gewebelehre, und die Methodik hat in den letzten drei Dezennien eine so hohe Vollkommenheit erreicht, daß man auf gewissen Seiten sogar begonnen hat, an ihre Unfehlbarkeit zu glauben, zum Nachteil der ruhigen Entwicklung der Wissenschaft.

ROBERT HOOKE, der erste Sekretär der im Jahre 1660 eingerichteten königlichen Gesellschaft zu London, war ein sehr vielseitig begabter und tätiger Forscher, der sich u. a. um die Verbesserung des zusammengesetzten Mikroskops Verdienste erworben hat. Mit diesem Instrument hat er die verschiedensten Gegenstände beobachtet, beschrieben und abgebildet, von Nadelspitzen und Rasierschneiden bis zu Pflanzenpetrifikaten und allerlei Insekten, und seine Erfahrungen in einem 1667 erschienenen Buch *Mikrographia* niedergelegt. Er bekennt sich in der Vorrede als ein Anhänger der „realen, experimentellen Philosophie“; das Buch soll überhaupt auserlesene Beispiele für die mit Hilfe des Mikroskops erzielten Erweiterungen im Bereich des Gesichtssinnes geben; außerdem findet man darin Erörterungen verschiedener physikalischer Fragen. In Holzkohle hat er teils größere Poren, offenbar die Gefäße, teils kleinere regelmäßige und dicht liegende Poren beobachtet, die größtenteils in Reihen vom Mark zur Rinde angeordnet waren und wohl den

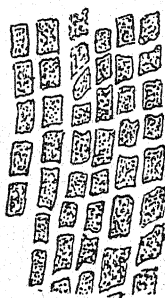


Fig. 2. Querschnitt
aus einem Flaschen-
kork nach
ROB. HOOKE.

quergeschnittenen Tracheiden entsprechen¹⁾. Offenbar gibt Kohle kein eben geeignetes Material ab, um pflanzliche Strukturen zu beobachten; aber HOOKE war ja auch kein Botaniker. Nichtsdestoweniger war er der Entdecker der Zellen, die er in Flaschenkork und anderen Objekten sah und als „little boxes“ oder „cells“ beschrieb. Über deren wahre Natur ist er freilich nicht ins Reine gekommen, sondern faßt sie als durch Querwände entstandene Abteilungen längerer Poren auf — höchstwahrscheinlich kam er zu dieser Vorstellung durch Betrachten der Holzkohle. Er berechnet, daß elfhundert von diesen Zellen auf einen Zoll gehen. Eine zellige Struktur wurde auch bei verschiedenen andern Gegenständen beobachtet wie im Mark von Flieder, Fenchel, Mohrrübe, Schilf, Karden u. a., in welchen Objekten die Zellen in der Längsrichtung des Stammes angeordnet sind, während sie beim Kork in transversalen Reihen stehen, aus welchem Grunde gefolgert wird, daß diese Substanz eine Rindenausscheidung vorstellt²⁾. Obwohl die Zellkavitäten sich als durchaus geschlossen darstellten, glaubt er feine Verbindungskanäle durch die Häute annehmen zu müssen, in denen der eigene Saft (*succus nutritius*) der Pflanze ströme: die lebenden Zellen waren nämlich voller Saft, desgleichen die langen Poren im frischen Holz. Daß Analogien mit dem Tierkörper HOOKE wie vielen von seinen Nachfolgern vorschwebten, geht aus seiner Angabe hervor, er habe vergebens in den Zellen und Gefäßen nach solchen Valven wie in den Venen gesucht, obwohl es ihm wahrscheinlich dünkt, daß zukünftige, mit besseren Mikroskopen ausgestattete Forscher dergleichen Dinge entdecken dürften. — Schon vor HOOKE soll NATHANAEL HENSHAW (1661) die Schraubengefäße entdeckt haben.

Zur Zeit des Erscheinens der HOOKEschen Arbeit waren schon der Italiener MARCELLUS MALPIGHI und der Engländer NEHEMIA GREW mit viel eingehenderen, speziell auf botanische Objekte gerichteten mikro-

¹⁾ a. a. O. S. 101, Fig. 1, Taf. X.

²⁾ a. a. O. S. 115.

skopischen Forschungen beschäftigt, die sie ebenfalls der königlichen Gesellschaft in London vorlegten.

Die vorläufige Mitteilung MALPIGHIS, betitelt „Anatomes Plantarum Idea“ ist Ende November 1671 datiert, während das ausführliche, mit 54 Tafeln versehene Werk zusammen mit einer Abhandlung über die Entwicklung des Hühnereis erst im Jahre 1675 unter dem Titel *Anatome plantarum* erschien. Das auf mehrjährige Studien begründete Werk zerfällt in einzelne Abschnitte über die Rinde, über die den Stengel oder Stamm zusammensetzenden Teile, über das Wachstum des Stammes, über die Knospen, Blätter, Blüten, Samen, über Gallen usw. Alle diese Teile werden an der Hand zahlreicher Beispiele morphologisch-anatomisch beschrieben und im Hinblick auf ihre wahrscheinliche Aufgabe und Funktion im Leben der Pflanzen erörtert. Mikroskopisch analysiert werden namentlich der Stamm und die Wurzel, und das Resultat ist in den 36 ersten Abbildungen (Taf. I—VIII) niedergelegt, während die große Mehrzahl der übrigen etwa 300 Zeichnungen schwach vergrößerte Habitusbilder von verschiedenen Organen darstellen. Die anatomischen Bilder sind ziemlich roh gezeichnet (vielleicht auch schlecht reproduziert) und enthalten viel offenbar Falsches, aber es muß Bewunderung erregen, daß MALPIGHI mit seinem schlechten Mikroskop doch so vieles gesehen und darzustellen gewußt hat.

Während MALPIGHIS Anatomie eigentlich einen in groben Zügen hingeworfenen Grundriß der allgemeinen Botanik vorstellt, legt sein Zeitgenosse und unmittelbarer Nachfolger NEHEMIA GREW, Sekretär der Londoner Societät, das Hauptgewicht auf das rein Anatomische, das er in seinem 1682 erschienenen Werk „*The Anatomy of plants*“ mit großer Gewissenhaftigkeit darstellt. Dieses mit einer Fülle sehr gut gezeichneter Abbildungen versehene erste Handbuch der mikroskopischen Anatomie der Pflanzen ist das eigentlich grundlegende Werk, das noch heute, fast zweieinhalb Jahrhunderte nach seinem Erscheinen, mit Gewinn studiert werden kann. Namentlich die prächtigen Übersichtsbilder von querschnittenen Zweigen zahlreicher Bäume sind noch zum großen Teil brauchbar, obwohl sie selbstverständlich von unserem Standpunkt aus schematisch erscheinen.

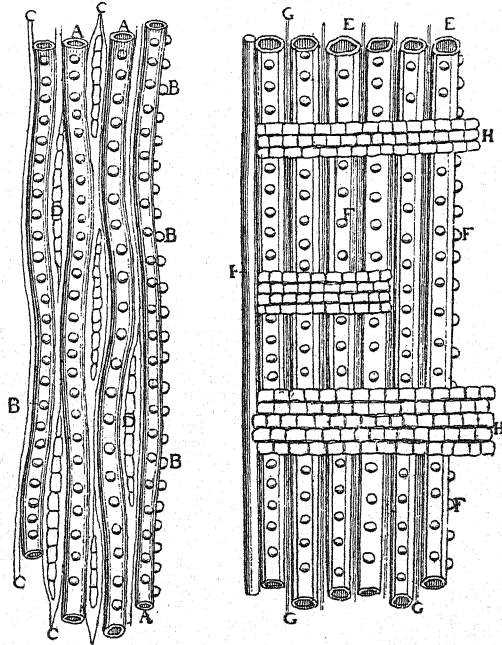


Fig. 3. Längsschnitt durch ein Coniferenholz nach MALPIGHI.

Hebt mit MALPIGHI erst die Pflanzenanatomie an, so soll man jedoch nicht erwarten, bei ihm auch nur die Andeutung einer Gewebelehre im modernen Sinn des Wortes zu finden. Die Teile der Pflanze werden der Reihenfolge nach anatomisch beschrieben, zuerst die Rinde, dann das Holz, zuletzt das Mark usw. Zellen werden an der Oberhaut und in den fleischigen Teilen beobachtet. Er nennt sie Säckchen oder Schläuche (*utriculi*) und findet solche auch im Holz als Markstrahlen oder zwischen den Fasern und Gefäßen eingebettet. GREW geht schon einen Schritt weiter, indem er alles fleischige Zellengewebe unter dem Namen Parenchym zusammenfaßt (S. 4). Das Parenchym besteht aus einer unbegrenzten Zahl winziger Bläschen (*bladders*) und seine Struktur wird bald mit einem Schwamm, bald mit Bier- oder Hühnereiweißschaum oder mit der Porosität feinen Brotes (*fian Manchet*) verglichen, das Zellgewebe soll jedoch viel zarter und regelmäßiger gebaut sein. Die Parenchymzellen sind ferner ringum geschlossen und haben wasserhelle Wände (S. 64). Die Oberhaut, das Parenchym, die Markstrahlen (*insertions*) und das Mark bilden ein Ganzes gegenüber den Gefäßen und Fasern (*fibers*, S. 119). Zu dieser Auffassung wird GREW offenbar verführt durch die äußerliche Ähnlichkeit aller saftgefüllter Zellen (von deren Inhalt hat er nichts gesehen) und die Weichheit der von ihnen zusammengesetzten Teile, während Gefäße und Fasern langgestreckt und hart sind und, wie GREW meint, nicht Wasser, sondern zumeist nur feuchte Luft („*an aery vapour*“) enthalten. Er versucht sogar einen entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkt zur Geltung zu bringen, indem er alle fertigen Gewebe auf entsprechende Teile des Samens zurückführt. Von der Rinde wird z. B. behauptet, daß sie von der Plumula des Samens ihren Ursprung ableite und durch einfache Schwellung oder Vergrößerung aus ihr entstehe (S. 19).

Daß GREW (und MALPIGHI) gar keine Idee von der wahren Natur und Bedeutung der Zellen hatten, ist nicht überraschend; hat man doch noch am Anfang des vorigen Jahrhunderts Gefäße und Zellen als gleichwertige Elementarorgane nebeneinandergestellt. Solange als Embryonalzustand der Gewebe und ontogenetische Differenzierung gleich unbekannte Erscheinungen waren, empfand man kein Bedürfnis nach einheitlicher Erklärung der Gewebe. Die poröse oder zellige Struktur betrachtet HOOKE als eine allgemeine Eigenschaft der Materie, aus welcher die äußeren physikalischen Eigenschaften, Elastizität, Kompressibilität usw. ihre Erklärung finden.

GREW wird in seinem Bemühen, den physikalischen Zusammenhang der verschiedenen Teile des Pflanzenkörpers zu begreifen, durch die etwas naive Analogie mit gewebten oder gestrickten Kleiderstoffen gefangen und die Benennung „Gewebe“ (*contexture*) stammt von ihm. Alle Pflanzenteile sollen nach seiner Vorstellung aus zwei Substanzen zusammengewebt sein, einer markartigen und einer fibrösen oder holzartigen, die sich wie Schweiß und Aufzug verhalten, und hierbei ist zu bemerken, daß die „markartige Substanz“ nicht etwa Zellen als Elementarteile habe, sondern durchaus fädig sei. Die Zellwand ist also nach GREW aus äußerst feingesponnenen Fäden zusammengewebt und ähnliche Fäden halten die Holzfasern und Gefäße zusammen. Die Gefäße bestehen wiederum aus Fäden, die sich nur durch andere Qualität, Lage und Textur von den Parenchymfäden unterscheiden, aus welchen sie durch

Umbildung entstehen¹⁾. GREW ersinnt also eine komplizierte Physik des Pflanzenbaues, worin die Fädchen dieselbe Rolle spielen wie die Moleküle in der anorganischen Körperlehre oder die Zellen in der modernen Anatomie. Die Pflanze ist nach ihm ein durch und durch fibröses Geschöpf und die mannigfaltigen Strukturunterschiede werden durch besondere Anordnung und Qualität dieser Urelemente erreicht. Die tatsächliche Unterlage dieser Theorie bildete die Beobachtung des faserigen Baues des Holzes und der Baststränge im Holz sowie der

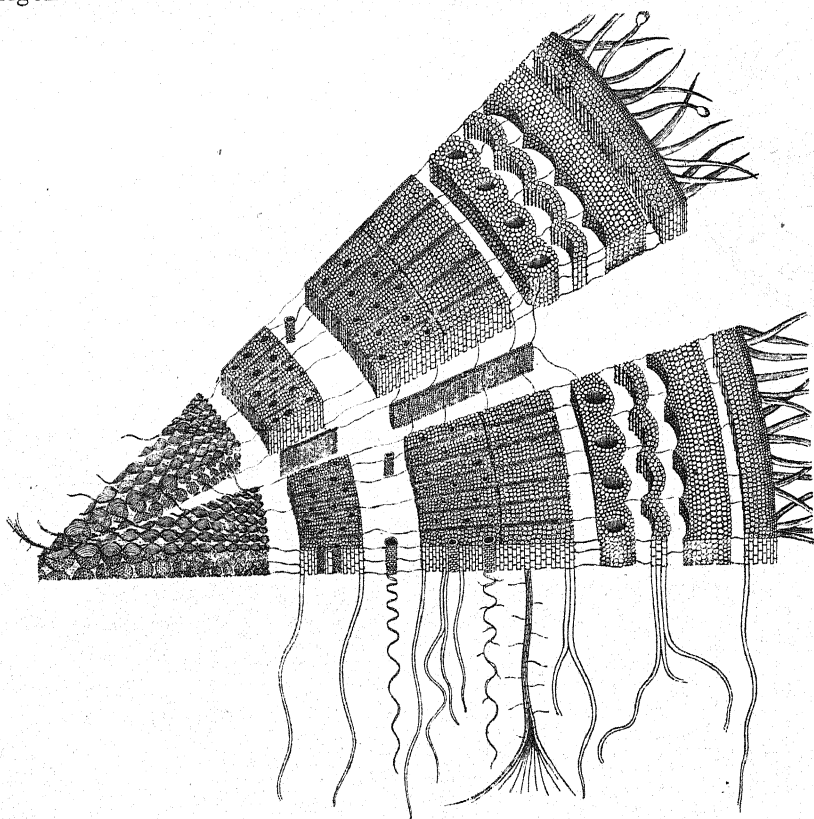


Fig. 4. Schematische Darstellung des Gewebebaues nach GREW.

Spiralgefäße mit ihren abrollbaren Verdickungsleisten. Außerdem hat sich wohl GREW durch das faserige oder zerschlitzte Aussehen von den durch stumpfe Messer zerrissenen Markzellen täuschen lassen.

Da GREWS Strukturtheorie als eine gut durchgedachte und einem mechanistisch denkenden Zeitalter in ihrer Handgreiflichkeit anmutende Lehre dargestellt wurde, die außerdem in der vorzüglichen Forscherqualität ihres Urhebers eine kräftige Stütze fand, hat sie nicht verfehlt, einen nachhaltigen Einfluß zu üben. Daß diese ursprüngliche und buchstäbliche Auffassung der pflanzlichen Gewebe nicht so leicht aus der Welt gebracht wurde, ersieht man z. B. aus den Darstellungen eines

¹⁾ S. 118, vgl. Taf. 40. — S. 120 u. 121 wird die Theorie sehr ausführlich erläutert.

so guten Beobachters wie J. P. MOLDENHAWER noch im Jahre 1812. Dieser kann zwar nicht leugnen, daß die Zellen die elementaren Bausteine des Pflanzenkörpers sind, sie werden aber nach seiner Auffassung durch ein Strickwerk äußerst dünner Fasern zusammengehalten. Das eigentliche Zellgewebe ist nach MOLDENHAWER dieses Faserwerk, das ein zusammenhängendes Gewebe durch die ganze Pflanze bilden soll, welches genau den Umriß aller in ihr eingeschlossener Teile (Parenchymzellen, Gefäße, Sklereiden) ausdrückt¹⁾.

Diese merkwürdige dualistische Auffassung steht als letzte Entflammung der GREWSchen Fasertheorie ziemlich vereinzelt da. MOLDENHAWERS Zeitgenossen BERNHARDI, RUDOLPHI, LINK, TREVIRANUS u. a. begnügten sich, wie einst MALPIGHI, mit der Annahme, daß die letzten sichtbaren Elemente, die Zellen oder Gefäße, auch die wirklichen Bausteine der Gewebe sind, ohne das Bedürfnis zu empfinden, einen selbständigen Mörtel anzunehmen, und nachdem durch MOHLS gewissenhafte Untersuchungen der Fasertheorie ihre tatsächliche Unterlage gänzlich entzogen wurde, sank sie in Vergessenheit.

Daß hin und wieder in den anatomischen Arbeiten des verfloßenen Jahrhunderts über eine Kittsubstanz spekuliert wurde, durch welche die Zellen zu einem festen Ganzen zusammengehalten werden sollen, steht in keiner näheren Gedankenbeziehung zur GREWSchen Hypothese. Diese verrät aber unverkennbar eine gewisse Verwandtschaft mit der zuerst von CASPAR FRIEDRICH WOLFF (1774, S. 2, 3, 16, 93) lancierten und später von dem französischen Botaniker BRISSEAU-MIRBEL (1815, I, S. 27) ausgebauten Theorie der Gewebestruktur. Nach der Ansicht der genannten Forscher ist die Substanz der Pflanzen zusammenhängend und die Zellen stellen Aushöhlungen in derselben vor. Das Gewebe sei also auch nach dieser Ansicht kontinuierlich und membranös, aber WOLFF und MIRBEL nehmen keine Elementarstruktur desselben an, sondern lassen die Frage nach seiner feineren Beschaffenheit offen. WOLFF spricht nur von einer gallertartigen, glashellen Substanz (*substantia vitrea*).

HOOKE, GREW und WOLFF haben also vermutet, daß die Zellen nur Hohlräume in einer spezifischen Pflanzenmaterie darstellten, über deren Entstehung und Aufgabe sie allerdings verschiedene Ansichten hegten. Zu nennen wäre hier auch HEDWIG (1789), der eine fibröse Struktur der Zellhäute annimmt. Am Anfang des vorigen Jahrhunderts begann nun eine andere Auffassung durchzudringen. Statt den Pflanzenkörper buchstäblich als ein zusammenhängendes Gewebe oder eine erstarrte Gallerte zu betrachten, gewöhnte man sich daran, in den hautumkleideten Hohlräumen selbst die wahren Elemente, die eigentlichen Bausteine der „Gewebe“ zu sehen. Das Parenchym wurde von LINK, RUDOLPHI, TREVIRANUS als ein Konglomerat von saftgefüllten Zellen aufgefaßt, die mit ihren Wänden mehr oder weniger fest aufeinander drücken. Es entstand ein Streit über die Frage, ob die Wände der Zellen doppelt oder einfach wären, ein Streit, der eigentlich erst durch J. P. MOLDENHAWER geschlichtet wurde. Er mazerierte das Gewebe in Wasser und bewirkte hierdurch ein Lostrennen der Zellen voneinander, wodurch bewiesen wurde, „daß eine Wand entschieden doppelt sein und sich doch als eine durchaus einfache darstellen kann“ (1812, S. 80).

¹⁾ a. a. O. S. 117, 119, 235.

2. Ansichten über Entwicklung und Zellentstehung

Zu einer richtigen Auffassung der Gewebestruktur vermag man nur auf entwicklungsgeschichtlichem Wege vorzudringen und die langdauernde Unklarheit über jene Frage rührte von mangelhafter Kenntnis der embryonalen Zustände und der Zellentstehung her. Zum Teil mag dies wohl seinen Grund haben in Beobachtungsschwierigkeiten: die Embryonalzellen sind klein und haben sehr zarte Wände; die damaligen Mikroskope waren nicht sehr gut und die Kunst des Schneidens scheint erst ziemlich spät gewürdigt worden zu sein. Aber man hatte vor anderthalb Jahrhunderten überhaupt wenig Sinn für Entwicklung. Man interessierte sich eigentlich nur für den fertigen Organismus und die einzigen Probleme, welche die Struktur erweckten, waren physiologisch-anatomische: Man bemühte sich sehr, allerlei Gefäße für Nahrungssäfte, für Atmung usw. aufzuspüren, ja, in den Arbeiten HEDWIGS (1789), J. H. D. MOLDENHAUERS (1779) u. a. herrscht eine wahrhafte Sucht nach Gefäßen, solche werden in der Rinde, im Mark, sogar in der Blattepidermis beschrieben. Schon MALPIGHI hatte ja die Parenchymzellen *utriculi* genannt und damit als eine Art von Gefäßen angegeben, und noch bei SPRENGEL findet man deutliche Spuren der nämlichen Betrachtungsweise, indem er die langgestreckten Parenchymzellen für Gefäße hält und sogar bezweifelt, daß sie Querwände besitzen (1812, S. 81).

Es ist deshalb nicht überraschend, daß in der Renaissance der Pflanzenanatomie am Anfang des neunzehnten Jahrhunderts vorwiegend die Gefäße Gegenstände der Forschung waren, wenn man sich auch vor den Übertreibungen älterer Forscher hütete. Was aus all dem in den Gefäßen transportierten Saft werde, darüber hat man sehr wenig reflektiert, das Wachstum trat als Problem überhaupt erst spät auf. Offenbar dominierte noch der Einfluß der tierischen Analogien: Man wollte um jeden Preis auch in den Pflanzen eine Blutzirkulation, Arterien und Venen, Blutadern und Lymphgefäße haben und der Ahnvater CH. DARWINS, ERASMUS DARWIN, enthielt sich sogar nicht der Annahme, daß die Pflanzen Herz und Seele hätten. Man darf wohl in der Ungenauigkeit, über das Zustandekommen der verschiedenen Strukturen nachzudenken und zu forschen einen anderen Ausdruck für das Dogma der Artkonstanz erblicken; das Interesse für die ontogenetische Entwicklung wurde ja merkwürdigerweise erst nach DARWINS Auftreten erweckt — ein Beispiel für die Bedeutung der Ideen, der Gesichtspunkte, der Schlagwörter für die Lenkung des Forschergeistes.

So sehen wir eben C. FR. WOLFFS *Theoria generationis* zunächst eine relativ geringe Wirkung ausüben, obwohl sie sich ausführlich mit der ontogenetischen Entwicklung befaßt, auch unter Berücksichtigung botanischer Verhältnisse. Wir begegnen hier zum ersten Mal einer Darstellung der Entwicklung und Differenzierung der Gewebe. Alle Pflanzenteile, nimmt WOLFF an, sind ursprünglich (d. h. im Embryonalzustand) ein durchsichtiges Gallert, eine glasartige Substanz (*Substantia vitrea*), wie ein Tropfen reinstes Wasser. In diesem Gallert entstehen, je nachdem das Organ wächst, kleine Punkte, die sich allmählich zu Zellen ausdehnen. Die Zellen sind anfangs äußerst klein und liegen weit entfernt voneinander, so daß man nicht umhin kann, diese Punkte für einfache Poren in der *Substantia vitrea* zu halten (1774, S. 12). Die

älteren Bläschen (Zellen) unterscheiden sich von den jüngeren nur dadurch, daß sie weniger feste Substanz zwischen sich haben als diese (S. 7).

Diese von WOLFF entwickelte Theorie gründet sich auf sehr mangelhafte Beobachtungen (mit schlechtem Mikroskop oder dicken Schnitten; Embryonalzellen sind schwieriger zu beobachten als ausgewachsene Zellen). Wie sehr die Voreingenommenheit das Beobachten beeinträchtigen kann, ersieht man aus dem Fall BR.-MIRBEL. Dieser Forscher hat auf seiner Annahme beharrt, daß das Cambium eine sulzige, nicht zelluläre Masse wäre, auch nachdem deutsche Forscher das Gegenteil gezeigt hatten. Die Auffassung der Zellen als bloße Aushöhlungen in einer homogenen Substanz bekam nur wenige Fürsprecher, auch wenn man nicht gleich den Charakter der Zellen als Elementarorgane genau zu beweisen imstande war. Dagegen schien die Darstellung des Zellwachstums die Aufmerksamkeit auf sich zu lenken. SPRENGEL (1802, I, S. 89, 98) denkt sich die Entstehung neuer Zellen aus kleinen Körnern oder Bläschen in den schon vorhandenen Zellen und ihm folgten TREVIRANUS (1806, S. 2) und RUDOLPHI (1807, S. 27). Die kleinen Bläschen sollen sich allmählich ausdehnen, sich aneinander drängen und dadurch Veranlassung zum zelligen Bau geben. In den Samenlappen der Bohne soll jede Zelle mit solchen „Keimen“ erfüllt sein.

Offenbar haben die erwähnten Forscher die Stärkekörner oder Aleuronkörner für Zellkeime gehalten; schon LINK (1807, S. 32) wies das Vorkommen von Stärkemehl in den Zellen verschiedener Pflanzenteile nach. Er kritisiert auch die SPRENGELSche Zellbildungstheorie, hervorhebend, daß man nicht das Übergangsstadium zwischen Bläschen und regelmäßigen Zellen aufgezeigt habe; er selbst hat in den jungen Keimen niemals ein solches Stadium auffinden können, sondern das Zellgewebe liegt schon deutlich in seiner gehörigen Ordnung¹⁾. Auch andere Einwände werden erhoben. Die Vorstellung von der Zellbildung, die LINK statt dessen entwickelt, ist aber nicht viel besser. Neues Zellgewebe soll zwischen den älteren Zellen entstehen, genauer gesprochen in den Interzellularen, die LINK Zellengänge nennt, und in welchen er eine dunkel gefärbte, feinfaserige Bildungsmasse zu sehen glaubt.

Alle die erwähnten Forscher waren darüber einig, daß die Zellenbläschen vermöge einer ausdehnenden Kraft einen mehr oder weniger starken Druck aufeinander ausübten. Die in lockeren, „unvollkommenen“ Geweben auftretende Grundform der Zelle war die Kugel. In sehr dichten „vollkommenen“ Geweben nimmt sie die Form des Rhombendodekaëders an. Zwischen diesen Gewebeformen finden sich zahlreiche Übergänge, die man einer eingehenden Klassifikation unterwarf.

Man verließ die seit MALPIGHI und GREW herrschende physiologische Betrachtungsweise und ging zu rein anatomischen Gesichtspunkten über. J. P. MOLDENHAWER wendet sich entschieden gegen die physiologische Betrachtungsweise: „Wir dürfen“, sagt er, „die Grundteile nicht nach den Säften, welche sie enthalten, sondern nach ihrer Form bestimmen und benennen“. Deshalb stellt er auch das von ihm entdeckte Holzparenchym in eine Reihe mit dem Rinden- und dem Markgewebe, weil die Zellform in allen diesen Fällen dieselbe ist (1812, S. 22). Seinen Höhepunkt erreicht das morphologische Klassifikationsbestreben bei MEYEN

¹⁾ a. a. O. S. 29 und Fig. 73 (Wurzelspitze).

(1837, I, S. 13). Das GREWSche Parenchym wird hier je nach der Zellenform in eine Anzahl von Arten aufgelöst und das aus rundlichen Zellen bestehende Gewebe wird unter dem besonderen Namen Merenchym von dem mit rechtwinkligen Scheidewänden versehenen eigentlichen Parenchym unterschieden. Erst VON MOHL brachte die Beurteilung der Zellformen in vernünftigeren Bahnen zurück, indem er darauf hinwies (1845, S. 136), daß Zellen, trotz gleicher Funktion, eine gänzlich verschiedene Form haben können¹⁾, weshalb es ihm „gänzlich unmöglich erschien, der Form der Zellen eine so große Bedeutung beizulegen“. Er findet es naturwidrig, wenn MEYEN u. a. eine so große Menge Unterabteilungen des Zellgewebes einführen. Nach MOHL wird die mehr physiologische Betrachtungsweise wieder die herrschende in der Pflanzenanatomie. Aber auch in der Geschichte der Cytologie trat viel später eine übertriebene strukturdiskriptive Periode auf, wie wir im folgenden Kapitel sehen werden.

3. Keime einer Zellenlehre

Der durch WOLFF wieder belebte Entwicklungsgedanke beschränkte sich nicht auf eine ontogenetische Erklärung des einfachen Parenchyms. WOLFF erklärte alle in der fertigen Pflanze vorhandenen Strukturen durch direkte („epigenetische“) Formbildung aus der Substantia vitrea. Die Gefäße seien nur Wege in dieser Substanz, die durch die Fortbewegung eines Tropfens entstehen; sie seien durch einen fortströmenden Saft direkt entstandene Kanäle, während die Bläschen (Zellen) einfache Erweiterungen oder Aushöhlungen seien (1774, S. 9 u. 116). Bei den Tieren sollen sich die Sachen auf dieselbe Weise verhalten. Zellen und Gefäße sind also nach WOLFF von Anfang an wesensverschieden. Sie entstehen nicht durch Aneinanderreihung der Bläschen, obwohl ihre Wandsubstanz mit der Wand der letzteren ein Stück bildet. MIRBEL, der die WOLFFsche Theorie aufnahm und weiter ausgebaut hat, erfaßte aber den Gedanken, daß die Differenzierungen im Innern des Pflanzenkörpers sich fast ganz auf Modifizierung des Zellgewebes beschränken (1802, I, S. 61). Er ist geneigt, die Gefäße als Höhlungen (lacunes) anzusehen, die durch Auseinanderweichen der Zellen entstehen und scheint damit zum ersten Mal den entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkt eingeführt zu haben.

Eine Wesensverschiedenheit der Gefäße und der Zellen wurde sonst zu jener Zeit allgemein behauptet. Auch GREW trennte — wie oben erwähnt — scharf zwischen Zellgewebe und Gefäßen bzw. Fibern, eine Unterscheidung, die noch von den Pflanzenanatomern im ersten Dezennium des neunzehnten Jahrhunderts aufrecht erhalten wurde. So sagt RUDOLPHI: „Die Form des Zellgewebes ist so beschaffen, daß wir die aus Spiral-fibern gewebten Gefäße oder Schraubengänge nie daraus herleiten können“ (1807, S. 31). Allmählich brach aber der Entwicklungsgedanke durch und man sah zuerst die Faser, dann die Gefäße als Zellenformen oder aus Zellen entstandene Bildungen an, auch ehe die erforderlichen entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen vorlagen.

Schon GREW (1682, S. 118) warf die Vermutung auf, daß die Gefäße (aer-vessels), wenigstens diejenigen, die nicht bereits im Samen vorhanden waren, vom Parenchym ihren Ursprung herleiteten. Eine Trans-

¹⁾ Vergl. auch TREVIRANUS (1835), I, S. 26.

formation scheint ihm möglich, „so wie Larven zu Fliegen werden“. Er vermutet auch, daß Reihen von Parenchymzellen durch Resorption der Querwände zu hohlen Fibern oder Gefäßen verwandelt werden könnten. Diese entwicklungsgeschichtlichen Versuche werden nur nebenbei gemacht, aber sind nichtsdestoweniger beachtenswert und ein Zeichen dafür, wie tief GREW die anatomischen Probleme durchdacht hat. Seine späten Nachfolger waren ihm, wie man aus dem obigen Ausspruch RUDOLPHIS ersieht, häufig nicht gewachsen. Zumeist werden, von SPRENGEL, BERNHARDI (1805), LINK, KIESER (1815) u. A. Zellen und Gefäße als ebenbürtige Elementarorgane oder „Urformen“ angesehen. Dagegen betrachteten die Mehrzahl der Forscher jener Zeit die Fasern (Bast-, Holzfaser) als besonders geformte Zellen (MEYENS Prosenchym). MOLDENHAWER isolierte diese Zellen oder „fibrösen Röhren“, wie er sie nennt, durch Mazerieren in Wasser. Auch TREVIRANUS betrachtet die Fasern als in die Länge gestreckte, stark verdickte Zellen. Schon der ältere MOLDENHAWER (1779, S. 5), ja sogar TOURNEFORT (1692, S. 161), haben behauptet, daß die Fibern oder fibrösen Gefäße aus Zellen bestehen.

TREVIRANUS scheint der erste gewesen, der eine auf Beobachtungen in jungen Sprossen begründete Entwicklungsgeschichte der Gefäße versucht hat. Wurmformige Körper (= Zellen), sagt er (1806, S. 83), setzen sich zu einer gerade fortlaufenden Kette aneinander und dehnen sich aus, worauf die Querwände aufgelöst werden. Faserschläuche stellen das Anfangsstadium der Spiralgefäße vor (a. a. O., S. 88, 92). Die Verdickungsleisten erscheinen auf diesem jugendlichen Stadium als ein schneckenförmig aufsteigender feiner Streifen gerinnbarer Materie.

Daß man so wenig geneigt war, die wahren Gefäße als eine Entwicklungsform der Zellen zu betrachten, scheint auf der übermäßigen Betonung der Wandstruktur zu beruhen. Man legte zu viel Gewicht auf die Verdickungsleisten und fand namentlich ihre Spiral- oder Netzkonfiguration so merkwürdig, daß man sich schwerlich irgendwelche Beziehungen zwischen ihr und der gleichmäßig verdickten Wand der gewöhnlichen Zellen oder Fasern denken konnte. Mehrere Forscher, wie LINK¹⁾, leugneten sogar eine zusammenhängende Haut der Spiralgefäße oder verlegten dieselbe auf die Innenseite des Spiralbandes, während andere zwar die äußere Haut sahen²⁾, aber aus dieser Beobachtung nichts zu machen wußten. Erst VON MOHL'S Untersuchungen warfen ein neues Licht auf die Gefäßstruktur, indem er den Charakter des Spiralbandes von sekundärer und tertiärer Verdickungsschicht nachwies. Diese Schicht unterscheidet sich von den Verdickungsschichten der mit sehr feinen Poren versehenen Sklerenchymzellen oder Holzfasern nur dadurch, daß die Öffnungen oder Poren so groß und nahe aneinanderliegend sind, daß die zwischen ihnen liegenden Teile der sekundären Membran zu schmalen Strängen reduziert werden (H. VON MOHL, 1845 b, S. 328).

Die von TREVIRANUS gemachten Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Gefäße³⁾ wurden von VON MOHL bestätigt und

¹⁾ LINK (1807). Das Gefäß ist nach ihm mit einer Schraubenmutter zu vergleichen. Auch RUDOLPHI ist einer ähnlichen Ansicht (1807, S. 199). In der Elem. philos. bot. S. 195 hat LINK seine Auffassung verbessert.

²⁾ TREVIRANUS (1806, S. 39 f.).

³⁾ Vergl. auch MOLDENHAWER (1812), S. 264.

erweitert. Er hat die Gefäßbildung in Stamm und Wurzel vieler Palmenarten verfolgt (1845a, S. 144). Den Anfang der Gefäße bilden vollkommen geschlossene, große, zylindrische, dünnwandige Schläuche, an deren inneren Fläche ein Netz von sehr zarten, durchscheinenden Fasern die Lage der späteren Verdickungsleisten anzeigt. In der Folge haben SCHLEIDEN, SCHACHT und NÄGELI sich um die Gefäßkunde Verdienste erworben.

4. Metamorphosenlehre

Die Denkmethode der idealistischen Morphologie verfehlte nicht, ihren Einfluß auf die anatomischen Auffassungen auszuüben. Während man vor VON MOHLS Untersuchungen der Entwicklungsfähigkeit der strukturlosen Parenchymzellen Schranken setzte, verschmähte man es nicht, eine Metamorphose der kompliziert gebauten Gefäße zu behaupten. LINK schließt aus der Mannigfaltigkeit der Gefäßformen und den deutlichen Übergängen der Typen ineinander auf die Verwandlung eines Gefäßes in ein anderes (1807, S. 55). Auch RUDOLPHI ist der nämlichen Ansicht (1807, S. 184), desgleichen SPRENGEL (1812, S. 138). Die Metamorphose stellte man sich im allgemeinen so vor, daß z. B. die Treppentracheiden (welche seit LEUVENHOEK bekannt waren) durch partielles Verwachsen der Spiralbänder der Schraubentracheiden entstünden. Auch die inzwischen von SPRENGEL (1802) und BERNHARDI (1805, S. 22) entdeckten Ringgefäße sowie die punktierten Gefäße sollen durch Verwachsungen der Spiralfäden entstehen. Gegen diese Theorie der Gefäßmetamorphose wendeten sich aber, gestützt auf Beobachtungen, andere Forscher jener Zeit. So weist TREVIRANUS die von SPRENGEL geäußerte Ansicht, daß die Gefäße der Farne metamorphosierte Spiralgefäße wären, zurück, unter Hinweis darauf, daß sie schon von Anfang an eine Treppenstruktur besitzen (1806, S. 86). Auch BERNHARDI (1805, S. 38) wendet sich kurz gegen SPRENGELS Ansicht. MIRBEL betont, daß er unter Metamorphose der Gefäße nur örtliche Veränderungen versteht, indem dasselbe Gefäß auf verschiedene Stammhöhen verschieden gestaltet sein kann¹⁾. MOLDENHAWER, der ebenfalls auf Grund seiner gewissenhaften Untersuchungen die Verwandelbarkeit der Spiralgefäße leugnet (1812, S. 258), beschreibt jedoch die Treppengefäße von einem vergleichend-anatomischen Standpunkt aus als modifizierte Spiralgefäße.

KIESER (1815, S. 108, 113 ff.), der, wie die meisten seiner Zeitgenossen, die Spiralgefäße als die höchste Stufe der Elementarorgane und als den wesentlichsten Bestandteil der Pflanze betrachtete, vertrat mit Enthusiasmus die Metamorphosentheorie und fand einen umständlichen Nachfolger in MEYEN (1837, I), der sich überhaupt zu der von den gleichzeitigen Naturphilosophen und philosophierenden Dichtern erfundenen Theorie von der durchgehend „spiralgigen Tendenz“ in der Vegetation bekannte. Nach MEYEN setzten sich alle Zellmembranen, auch diejenigen der Parenchymzellen, aus spiralgig gewundenen Fasern zusammen²⁾. Er beachtet dabei wenig das Urteil, das schon 1802 MIRBEL (I, S. 54) über die GREWSche Theorie fällte: *c'est un de ces systèmes qui amusent l'esprit, quand les recherches deviennent infructueuses*³⁾.

¹⁾ MIRBEL (1808, S. 70) nahm an, daß die Spiraltracheiden modifizierte Treppengänge seien.

²⁾ MEYEN, Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1837.

³⁾ Traité d'anatomie et de physiologie végétales, T. 1, S. 54.

5. Die eigenen Gefäße

Ein Differenzierungsprodukt der pflanzlichen Gewebe, das neben den Tracheen das Interesse der älteren Pflanzenanatomien in hohem Grade fesselte, waren die sogen. eigenen Gefäße (*vasa propria*). Ihren Namen hatten sie davon, daß man aus denselben die der Pflanze eigenen Säfte (Milchsaft, Harz, ätherische Öle usw.) fließen sah. Früher legte man viel mehr Gewicht auf diese Säfte als gegenwärtig; so vermutet z. B. MALPIGHI (1675, S. 13), daß in jeder Pflanze ein ihr eigentümlicher Saft in einem besonderen Gefäße vorhanden sei. Er bildet Harzgänge im Koniferenholz und anastomosierende *vasa propria* bzw. *peculiariora* im Mark von *Sambucus* und in anderen Pflanzenteilen ab. GREW redet ausführlich von „*succiferous vessels*“ (= Milch-, Ölgefäßen) in der Wurzel (1682, S. 67). Im Stamm beschreibt er Saftgefäße oder Lymphgefäße (*sapvessels*, *lympheducts* [S. 108]), aber versteht hierunter offenbar ganz andere Dinge, nämlich, wie aus den Figuren hervorgeht, entweder Baststränge oder -Ringe oder aber das Leptom, dessen einzelne Teile nicht unterschieden werden. Schon MALPIGHI scheint das Leptom als ein einzelnes *vas proprium* angesehen zu haben. Auch in der Folgezeit wurden die Siebteile der Gefäßbündel als ein einzelnes oder ein Bündel von eigenen Gefäßen aufgeführt, sofern sie nicht einfach übersehen wurden; daß z. B. BERNHARDI¹⁾ den Siebteil Bast nennt, beweist nur, daß er dieselbe unklare Auffassung dieser Dinge wie GREW hatte.

Über den anatomischen Charakter der Öl-, Milchsaft- und Harzgänge wurde lange gestritten. Namentlich konnte man sich nicht darüber einigen, ob sie eine eigene Wand hätten oder nur durch Auseinanderweichen von Parenchymzellen gebildet würden. Zu jener Zeit, wo man fast nur nach Gefäßen forschte, wurden selbstverständlich die verschiedensten Dinge, die irgend eine Ähnlichkeit mit Schläuchen oder Gängen hatten, als besonderen Funktionen dienende Gefäße beschrieben. Ein typisches Beispiel stellen die von HEDWIG (1789) beschriebenen, sogen. rückführenden Gefäße im Parenchym oder lymphatischen Gefäße in der Blattepidermis dar; er hat offenbar die wellenförmig verlaufenden Scheidewände oder die durchschimmernden Interzellularen des Mesophylls für Gefäße gehalten. Sein Zeitgenosse, der ältere MOLDENHAWER, gehörte auch zu jenen Gefäßforschern. Er beschrieb z. B. für das Mark zwei Arten von Gefäßen: *vasa nutrientia* und *vasa medullaria* (1779, S. 12). Wahrscheinlich hat er nur teils die langgestreckten weiten Parenchymzellen, teils die Interzellularen gesehen. Überhaupt mußten selbstverständlich zu einer Zeit, wo man sich noch keine befriedigende Auffassung der Interzellularen gebildet hatte, diese allerlei Deutungsversuchen ausgesetzt sein, sofern man sie nicht einfach übersah oder, wie MIRBEL, deren Existenz aus theoretischen Gründen zu leugnen geneigt war. Als den Entdecker der Interzellularen hat man wohl TREVIRANUS anzusehen, der sie als ein das Parenchym durchziehendes System von Kanälen beschrieb (1806, S. 9 ff.). TREVIRANUS begeht jedoch den Fehler, die in denselben eingeschlossene Luft, welche ihnen bekanntlich im Mikroskop ein schwärzliches Aussehen gibt, für Saft zu halten, dessen Bewegung er sogar beschreibt. Kein Wunder, daß er die

¹⁾ 1805, S. 70, Fig. 7, Taf. I.

Interzellularen in eine Reihe mit den Milchsaftröhren von *Chelidonium* und Saftkanälen überhaupt bringt, diese also nur als erweiterte Interzellularen auffaßt. Eine richtigere Auffassung der Milchgefäße vermittelte, nachdem sie durch J. P. MOLDENHAWER, MIRBEL u. a. angebahnt war, erst SCHULTZ-SCHULTZENSTEIN (1841), obwohl dieser Forscher mit seinen anatomischen Entdeckungen die merkwürdigsten und unglaublichsten Ansichten von einer Zirkulation („Cyclose“) des von ihm als Lebenssaft (Latex) gedeuteten Milchsafts verband. Die weitere Kenntnis der Milchröhren verdanken wir Arbeiten von MEYEN, HANSTEIN, DIPPEL, SCHACHT, TRÉCUL und anderen Forschern¹⁾.

Die Harzgänge der Koniferen wurden zuerst einigermaßen zutreffend von dem englischen Anatomen HILL (1770, S. 76, 79) beschrieben; er hat die Harz aussondernden Epithelzellen gesehen. Die Sekretbehälter in den Blättern von *Lysimachia punctata* hat MOLDENHAWER (1812, S. 162) beschrieben. Mit der Vertiefung unserer Kenntnisse der „eigenen Gefäße“ und der Klassifikation derselben nach Bau, Entstehungsweise und Inhalt reduzierten sich die übertriebenen Vorstellungen der älteren Autoren von der Bedeutung derselben für das Leben der Pflanze ganz bedeutend und mit der besseren Einsicht in die chemische Natur ihres Saftes wurden sie nachher keineswegs als „Blutadern“, sondern einfach als verschiedenen biologischen Zwecken dienende Sekretbehälter angesehen.

Was das ursprünglich mit den eigentlichen Saftgefäßen verwechselte Leptom der Gefäßbündel anbetrifft, so wurde deren zellige Natur erst deutlich von MOLDENHAWER bei *Zea Mays* und *Bambusa* beobachtet und abgebildet.

Während BERNHARDI, wie oben erwähnt, nebst MEYEN, das Leptom für einen Bündel von Baströhren gehalten hatte, ohne Näheres über diese merkwürdige Erscheinung mitteilen zu können, findet MOLDENHAWER nicht die entfernteste Ähnlichkeit zwischen dem Bast und den erwähnten Zellen, die er als äußerst zart und bei der Mazeration zerfließend schildert. Auch hat er ganz richtig die weitleumigen Siebröhren von den zwischen ihren Ecken eingefügten engen und mit trübem Saft gefüllten Geleitzellen unterschieden (1812, S. 159). Später wurden diese Beobachtungen durch VON MOHL in seiner Abhandlung „de structura palmarum“ wiederholt und bestätigt (1845, S. 145 f.). MOLDENHAWER und auch VON MOHL reden fortwährend von „vasa propria“. Erst HARTIG (1837) erkannte sie als wesentliche Bestandteile der Gefäßbündel und der Rinde der Bäume und beschrieb ihren Bau. Seine Entdeckung wurde jedoch derart verkannt, daß noch im Jahre 1855 zum Beispiel UNGER gar nichts von denselben mitzuteilen hat, sondern den ganzen Siebteil in *Canna indica* und anderen Pflanzen als Cambium bzw. ein Bündel eigener Gefäße bezeichnet (1855, S. 218). Später wurden die Siebröhren weiter studiert von NÄGELI (1861), HANSTEIN (1864), DE BARY (1877, S. 179) und anderen Forschern, wobei man namentlich den Bau der Siebplatten und den Callus untersuchte. Mit dem protoplasmatischen Inhalt und den Plasmaverbindungen beschäftigen sich die neueren Arbeiten von STRASBURGER, A. FISCHER u. a. Die letzteren Forscher haben auch die von DE BARY in ihrer Entstehung verfolgten Geleitzellen erforscht.

¹⁾ Siehe DE BARY (1877), S. 201 f.

6. Die Gefäßbündel

Die Gefäßbündel als solche wurden selbstverständlich, da sie vielfach schon für das bloße Auge sichtbar sind, sehr früh erkannt und sie gehören überhaupt zu den am frühzeitigsten als Systeme von Elementarorganen aufgefaßten Bildungen. MALPIGHI geriet über die Tatsache in Verwunderung, daß die Gefäßbündel von Fasern umgeben sind und nannte dies ein „Mysterium naturae“. Das Holz besteht nach seiner Beobachtung aus Fasern oder Röhrchen, Tracheen, Reihen von horizontalen Zellen (= Markstrahlen) und eigenen Gefäßen. Über den Bau der Fasern hat er sich getäuscht, indem er sie wie die Bastfaser aus hohlen, ineinander mündenden Kügelchen bestehen läßt. Entweder hat er an

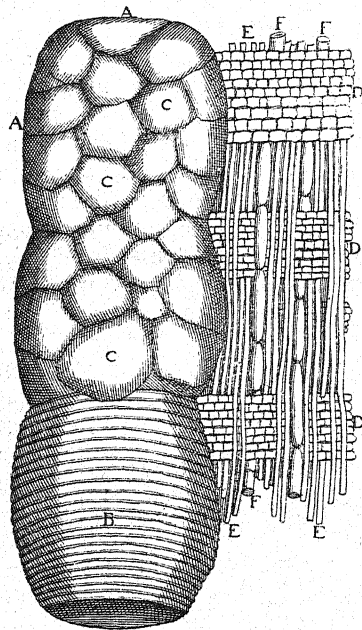


Fig. 5. Trachee mit Spiralband und Thyllen(?) nach MALPIGHI.

Längsschnitten sich wohl durch die Begrenzungen der Zellen der anhängenden Markstrahlen täuschen lassen oder die Libriformfasern mit dem erst durch MOLDENHAWER (1812) entdeckten Holzparenchym verwechselt. Auch die einzelnen Gefäßbündel krautartiger Pflanzen verraten dieselbe Natur wie das Holz. Die Spiralgefäße hat MALPIGHI gesehen und als stellenweise eingeschnürte offene Röhren abgebildet, die von einem silberweißen, spiralig aufgewundenen, platten Bande gebildet werden. Durch den Vergleich mit den Tracheen der Insekten verleitet, läßt er das Band aus kleinen Schuppen bestehen und faßt überhaupt die Gefäße als Atmungsorgane auf, die sogar peristaltische Bewegungen ausführen sollen. In dieser Auffassung wird er gestärkt durch die Beobachtung der Thyllen, die er als weiche, ovale und durchsichtige von der Gefäßwand fest umschlossene Säckchen betrachtet. Die Thyllen wurden übrigens von späteren Forschern hin und wieder gesehen und in verschiedener Weise ausgelegt, bis sie erst 1845 von HERMINE VON REICHENBACH näher studiert wurden¹⁾.

Auch GREW fand in den Gefäßen keine Flüssigkeit nur feuchte Luft (aery vapour), wobei er jedoch dahingestellt läßt, ob sie zu gewissen Zeiten oder im Frühling Saft führen. GREW hat die Gefäße und die Gewebe genauer und gründlicher als MALPIGHI studiert. Er stellte auch fest, daß sie niemals verzweigt sind. Die Verteilung der Holzfasern, Gefäße und Markstrahlen (die Insertions genannt werden) sind auf einer großen Zahl von Stammquerschnitten vorzüglich dargestellt. Auch die Struktur der Rinde wird im großen und ganzen naturgetreu

¹⁾ Schon VON MOHL erwähnt in seiner Abhandlung *de palmarum structura*, daß die Thyllen Auswachsungen der angrenzenden Parenchymzellen darstellen.

gezeichnet, obwohl GREW, wie vorher gesagt, nicht zwischen Bastfaser, Sklerenchymzellen und Siebröhren zu scheiden wußte, sondern alle unter der weiten und unbestimmten Kategorie der Saftgefäße aufführt. Sowohl MALPIGHI wie GREW haben den geschlängelten Verlauf der Baststränge gesehen. Über die Funktion der Teile hat MALPIGHI merkwürdige Ansichten geäußert. Die Luft oder der Atem wird aus der Erde durch die Wurzeln geschöpft, dann durch die Tracheen weiterbefördert, aus welchen die Fasern und die Zellen den Stoff zum Atmen entnehmen. Durch die Atmung soll die Verfeinerung (fermentation) und Fortleitung der Säfte angeregt werden. Die Säfte gelangen aus den Wurzeln in

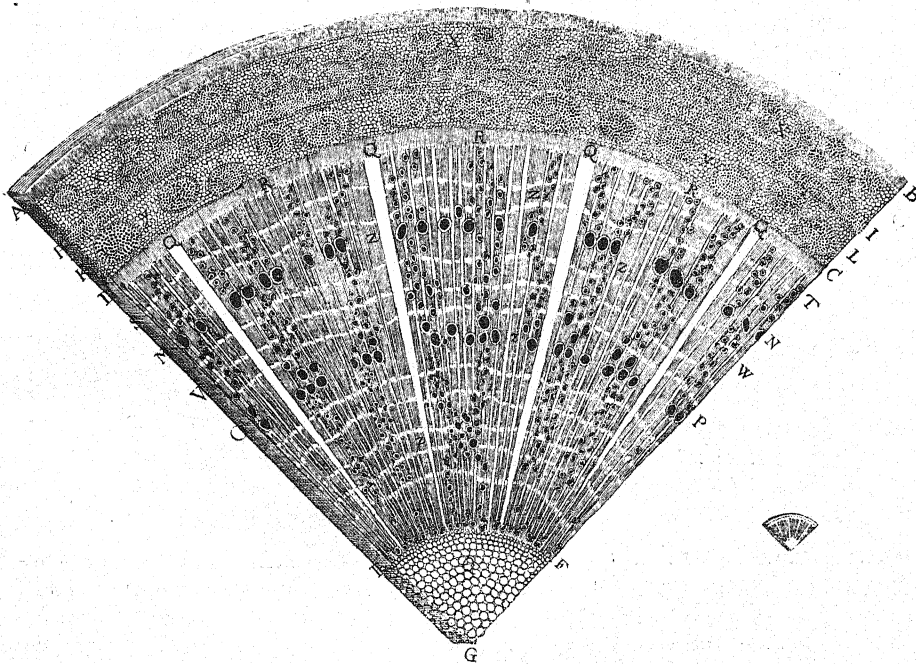


Fig. 6. Querschnitt durch einen Buchenast nach GREW.

die Rinde und steigen vermittle der Bastfasern in die Höhe, zu welchem Zweck diese mit Valven oder Klappen versehen sind, die das Hinabgleiten des Saftes verhindern. In den Rindenzellen wird dann der Saft vergoren und erhält den Rang eines Nahrungssaftes. Als bei diesem Verfeinerungsprozeß entstandene Niederschläge werden u. a. die Steinzellen in der Rinde von Eiche und Pappel gedeutet. Die feinste Nahrung wird in den eigenen Gefäßen angetroffen.

In dem übrigens in phytotomischer Hinsicht wenig interessanten achtzehnten Jahrhundert wurde namentlich die Auffassung von der Funktion der Holzgefäße einer Revision unterworfen dank besonderer zu diesem Zweck angestellter Versuche, meistens von Forschern, die sich weniger mit Anatomie als Physiologie beschäftigten. Bekannt sind die Ringelungsversuche HALES (1727), die beweisen, daß die Wasserleitung im Holze vor sich geht. Zu demselben Ergebnis führten, wohl

von den seit längerer Zeit geübten Injektionsversuchen bei Tieren inspiriert, Versuche mit dem Aufsteigen gefärbter Flüssigkeiten. Der erste, der sich mit solchen befaßte, war SARRABAT, genannt DE LA BAISSE, der das Aufsteigen von gefärbtem Wasser in die Holzfasern bis in die Blattnerven zeigte (1733). Ihm folgte DUHAMEL DE MONCEAU, der nachwies, daß weder die Rinde noch das Mark hierbei gefärbt wurde, sondern nur das Holz und zwar vorwiegend der Splint (1758, II, S. 284 f.). Auch BONNET hatte dergleichen Versuche angestellt; später wurden solche von KNIGHT und anderen Physiologen wiederholt zur Lösung der Wasserleitungsfrage herangezogen. Die meisten Anatomen, die sich um das Studium der Gefäße bemühten, nahmen ebenfalls die Färbversuche auf. HEDWIG wurde durch die Tatsache, daß in den Gefäßen vorwiegend der spiralige Verdickungsfaden Farbe speicherte, zu der verkehrten An-

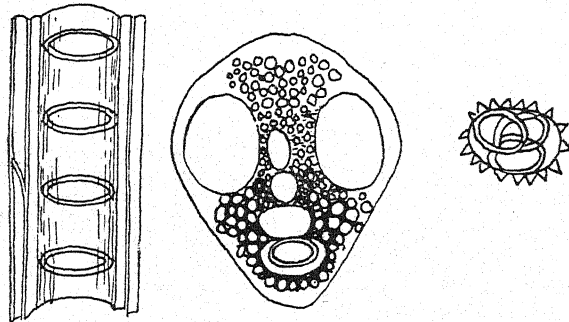


Fig. 7. Ringgefäß und Querschnitt durch Gefäßbündel
nach BERNARDI.

sicht verleitet, daß dieser hohl sei und das eigentliche Saftgefäß vorstellte, während der Kanal als Luftröhre funktionieren sollte (1789). Schon H. D. MOLDENHAWER (1779) war aber durch Färbungsversuche zu der richtigeren Ansicht von den Spiralgefäßen als saftführend gebracht, und ihm folgten die meisten späteren Autoren außer BERNHARDI, der die Benennung Luftgefäße nach GREW wieder aufnahm (1805, S. 15). Die absonderlichen, durch OKENS Naturphilosophie beeinflusste Ansichten SPRENGELS (1812, S. 173) verdienen kaum der Erwähnung.

BERNHARDI führt die Kenntnis von den Holzgefäßen einen Schritt weiter, indem er sie von den eigenen Gefäßen scharf trennt und drei Arten unterscheidet: Spiralgefäße, Treppengefäße und Ringgefäße; ferner betont er, daß sie in der Regel zusammen mit dem Bast (= Leptom) Bündel bilden. Daß er jedoch z. T. den eigentlichen Siebteil von den sklerenchymatischen Scheiden unterschieden hat, geht aus einer Äußerung hervor, daß bei den Pflanzen der dritten und vierten Klasse sich ein Bündel weißlicher, äußerst feiner Gefäße von dem übrigen Bast unterscheidet (1805, S. 70). Den Nutzen des Spiralfadens sieht er darin, daß er zu der Festigkeit und zum Offenhalten der Gefäßhöhlung beiträgt (S. 51).

7. Das Problem des Dickenwachstums und anschließende Fragen

Betreffs der Schilderung des Dickenwachstums steht BERNHARDI auf einem ähnlichen primitiven Standpunkt wie MALPIGHI und GREW, indem er das Holz aus den innersten Rindenschichten hervorgehen läßt und eine Umwandlung der Bastfasern in Holzgefäße annimmt. In ähnlicher Weise faßte GREW (1682, S. 114 ff.) das Holz als veraltete Lymphgefäße auf; jährlich soll ein neuer Ring von Lymphgefäßen gebildet werden, die im Herbst hart werden. Ein anderer Teil der Rinde wird nach außen geschoben und wird endlich zur Haut, die jährlich von der mittleren Rinde abgeworfen wird. Die Markstrahlen entstehen aus dem Rindenparenchym und alle diese strukturellen Veränderungen werden von Funktionsänderungen der Teile begleitet. DUHAMEL huldigte derselben Ansicht (1758, II, S. 28 ff.), machte aber einige Experimente, um ihre Richtigkeit zu prüfen. Er steckte einen Silberdraht zwischen Rinde und Holz und fand, daß der Draht zumeist in die neugebildeten Holzschichten eingebettet wurde. War aber der Draht zwischen die äußeren Rindenschichten eingebracht, so wurde er bei der Dickenzunahme des Baumes nach außen getrieben. DUHAMEL findet, daß die Wachstumschicht an der inneren Seite der Rinde nur eine geringe Dicke hat und betreffs ihrer Beschaffenheit von den älteren Schichten abweicht, indem sie eine sülzige Konsistenz hat. COTTA wiederholte mit kleinen Abänderungen DUHAMELS Versuche und bekam das gleiche Ergebnis (1806, S. 68 ff.).

DUHAMELS Vorstellung vom Dickenwachstum nähert sich also schon der modernen Theorie. Sein Landsmann MIRBEL (1808, S. 197, 227) vertritt wiederum die ältere Ansicht vom Übergang des Bastes (liber) in Splint (aubier) und die Verwandlung des Splintes in Holz; auch die Kräuter (*Urtica urens*, *Cannabis sativa*) sollen auf dieselbe Weise wie die Bäume in die Dicke wachsen. Er nimmt jedoch keinen direkten Übergang der Rinde in Holz an, sondern in den Dikotyledonen soll sich während der Vegetationszeit zwischen Rinde und Holz einerseits ein feines und mit großen Gefäßen versehenes Gewebe entwickeln, das die Masse des Holzkörpers vermehre; anderseits entstehe hier auch ein lockeres Zellgewebe, woraus die Rinde ihren jährlichen Zuwachs erhalten soll (a. a. O., S. 203). MIRBEL hat also, obwohl in sehr unklarer Weise, bereits die Vorstellung von einem besonderen Bildungsgewebe entwickelt. Der eigentliche Urstoff ist das von DUHAMEL so genannte Cambium, ein gelatinöser, obwohl tropfbarer Saft, der im Frühling an der Grenze zwischen Holz und Rinde hervorsickert, wenn man ein Stück des letzteren

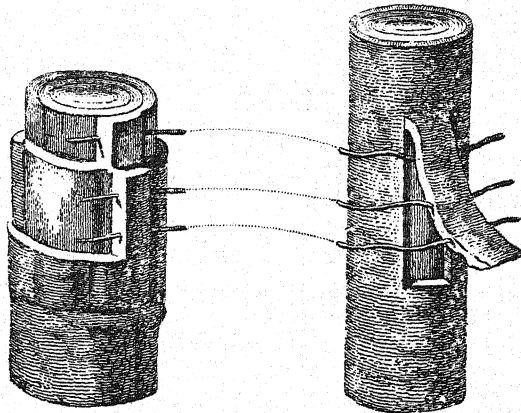


Fig. 8. Versuch über das Dickenwachstum der dikotylen Bäume nach DUHAMEL.

abhebt; an einer anderen Stelle wird das Cambium „organisierter Schleim, flüssiges Zellgewebe“ genannt (MIRBEL, 1815, I, S. 115). Aus dem Cambium entstehen die ersten dünnen Schichten des Bastes (liber), der als das eigentliche Bildungsgewebe betrachtet wird und überhaupt den Sitz der Lebenskraft und der Neubildungsfähigkeit der Pflanze ausmacht (a. a. O., S. 104 f.). Der Bast wird als ein Netz oder Gewebe von langen Zellen geschildert, dessen Maschen von gewöhnlichem Zellgewebe ausgefüllt werden. Wie man hieraus ersieht, verstand MIRBEL unter Bast die ganzen inneren Rindenschichten samt den angelagerten Phloëm- und Baststrängen.

Der Vorstellung vom Cambium als Bildungssaft schlossen sich die deutschen Forscher COTTA, SPRENGEL (1812, S. 429) u. a. an, ohne etwas Neues zu bringen. TREVIRANUS (1806, S. 143 ff.), der die innerste Rindenlage an verschiedenen Bäumen und Sträuchern näher studiert hat, findet sie aus langen, sehr weichen und zarten Schläuchen aufgebaut; überhaupt verrät sie deutlich eine von der übrigen Rinde verschiedene Organisation. Die sehr unklaren Vorstellungen, die RUDOLPHI und LINK über das Dickenwachstum entwickeln, übergehe ich. Alle diese Forscher hatten auch ziemlich schwankende und widersprechende Vorstellungen von dem, was man Bast zu nennen hat, und auch von der Zusammensetzung des Holzes. Während BERNHARDI, wie erwähnt, unter Bast überhaupt Bündel prosenchymatischer, mechanischer Zellen versteht, ob sie in der Rinde oder um die Gefäßbündel liegen, also etwa auf demselben Standpunkt steht wie später SCHWENDENER und HABERLANDT (1918, S. 196), eine Auffassung, der sich auch LINK¹⁾ u. a. anschließen, wendet TREVIRANUS (1806, S. 140) dieses Wort nur im topographischen Sinne an, um die mittlere Rindenlage zu bezeichnen. DUHAMEL, MIRBEL und im Anschluß an sie RUDOLPHI und SPRENGEL verstehen dagegen unter Bast hauptsächlich die innerste, beim Dickenwachstum tätige Schicht der Rinde und bei ihrer oben geschilderten Vorstellung des Dickenwachstums wird es erklärlich, daß sie auch ein Fortlaufen der inneren Baststränge in den Splint hinein behaupten. Diese von den gleichzeitig wirkenden Phytotomen benutzten, so verschiedenartigen Definitionen, sowie die sehr schwankende Auffassung über Verbreitung, Natur und Bau der „eigenen Gefäße“, worunter Milchröhren, Harzgänge und Siebröhren, ja vielleicht noch andere Dinge mit einbegriffen wurden, waren nicht geeignet, Klarheit und Einheitlichkeit in die Auffassung des Stammbaues zu bringen.

J. P. MOLDENHAWER, der sich bedeutend über seine Vorgänger erhebt und der den geschilderten Zeitraum der Pflanzenanatomie zu einem vorläufigen Abschluß brachte, wendete nun seine Aufmerksamkeit unter anderem den von BERNHARDI als Bast beschriebenen Bildungen zu und es gelang ihm, wie im vorhergehenden geschildert, ihre Elemente zu isolieren und als überall gleich gestaltete „fibröse Röhren“ zu erkennen. Er fand sie sowohl im Bast wie im Holz und an der Peripherie der Gefäßbündel und versteht offenbar unter dem Begriff „fibröse Röhren“ dasselbe, was SACHS, DE BARY u. a. später Sklerenchymfasern nannten.

¹⁾ Die von diesem Forscher beobachteten Kollenchymstränge im Labiaten- und Umbelliferenstengel (1807, S. 145) werden schon als ein Mittelding zwischen Parenchym und Bast gedeutet.

MOLDENHAWER hat auch die Zellenreihen des Holzparenchyms beobachtet und gibt von der Struktur der Gefäßwandungen eine eingehende, mit zahlreichen genauen Abbildungen belegte Schilderung. Er beschränkt sich nicht so sehr auf das Studium der verholzten Stämme wie seine Vorgänger, sondern wählt als Hauptobjekt die Maispflanze, von deren Gefäßbündel er eine gute Schilderung gibt. Auch seine Auffassung des Dickenwachstums bedeutet einen Fortschritt. Nie geht der Bast der Rinde in die Holzschicht über, sagt er (1812, S. 55). Sondern zu innerst, hinter dem Parenchym und den darin eingeschlossenen Bastbündeln findet er vielmehr beim Hollunder eine zwei, höchstens drei Zelllagen dicke Schicht von eckigen, äußerst kleinen Schläuchen, welche sich auch an möglichst feinen Querschnitten deutlich erkennen lassen und einen ungefärbten, gallertartigen Saft enthalten (S. 42 f.). Von dieser Schicht, die offenbar der innersten Bastschicht DUHAMELS und TREVIRANUS' entspricht, geht sowohl die Bildung von Rinde als von Holz aus; bei der Ablösung der Rinde vom Holze hängen die Teilchen der cambialen Schicht teils der Rinde, teils dem Holze an. Nach außen nehmen ihre Zellen allmählich die Form und Konsistenz der Grundteile der Rinde an, nach innen zu werden die Spiralgefäße und fibrösen Röhren des Holzes erzeugt.

Der Bau der Rinde und des Holzes wird in einjährigen und mehrjährigen Zweigen verglichen und die Entstehung der Jahresringe in verschiedenen Holzarten zutreffend geschildert. Auch die wahre Natur der zu innerst in das Mark vorspringenden großen Gefäße, die schon HILL (1770) unter der Benennung „Markkrone“ schilderte, die MIRBEL (1808, S. 141) die alleinigen Tracheen des Holzes nannte und die LINK (1807, S. 147) auf eine merkwürdige Theorie eines zentralen Dickenwachstums leiteten, hat MOLDENHAWER ermittelt (1812, S. 47). Er fand sie schon in den Jahrestrieben in derselben Lage und Beschaffenheit wie in mehrjährigen Zweigen. Nicht nur das Dickenwachstum der Holzstämme war Gegenstand seiner Untersuchungen, sondern er ist auch bemüht, die analogen Vorgänge bei krautartigen Pflanzen unter denselben Gesichtspunkt zu begreifen. Nach einer Übersicht der Gewebeverteilung in krautigen Stämmen, wobei bemerkt wird, daß die Gefäßbündel im Mais und in *Piper*-Arten ohne alle Ordnung über den Querschnitt zerstreut sind, während sie bei *Chelidonium* und *Laserpitium* im Kreis stehen, geht er zu einer Beschreibung der einzelnen Bündel über und identifiziert deren Teile mit den entsprechenden Schichten des Holzstammes, Bast, Parenchym und Gefäßen. Die dünne Cambiumschicht hat er offenbar nicht ganz vom Siebteil zu trennen gewußt, sondern behauptet, daß in der „zwischen den Bastbündeln und der Holzmasse gelegenen, zarten, kleinzelligen Substanz“ fortdauernd teils neue homogene Teile, teils an ihrer äußeren Grenze neue Baströhren, an ihrer inneren neue Teile des Holzes, fibröse Röhren und Spiralgefäße, entstehen. Der äußere und innere Teil eines Bündels lassen sich trennen, wie man die Rinde vom Holz leicht ablösen kann, und wie bei Dikotylen die „zarte kleinzellige Substanz“ einen zusammenhängenden ununterbrochenen Kreis um den ganzen Stengel bilde, so wäre auch hier eine ablösbare Rinde vorhanden. Bei den Monokotylen haben die Gefäßbündel einen im Prinzip ähnlichen Bau, obwohl die peripheren zumal eine geschlossene Scheide von mechanischen Zellen besitzen sollen. Auch wird behauptet, daß im Bambusrohr die Bündel an der Peripherie durch Zellbildung aus einer

zwischen den Parenchymschläuchen befindlichen organischen Masse entstehen (S. 52).

MOLDENHAWER behauptet also, daß bei den Monokotylen die jüngsten Gefäßbündel in der Peripherie stehen, und stellt sich hiermit in Opposition zu einer schon von DESFONTAINES¹⁾ und DAUBERTON vorgeführten Lehre vom Wachstum des Dikotylenstammes. DESFONTAINES zeigte, daß bei der Dattelpalme und andern Monokotylen die zu den Blättern verlaufenden Gefäßbündel aus dem Zentrum des Stammes hervorkommen, und dies veranlaßte ihn anzunehmen, daß die Gefäßbündel im Zentrum entstehen und die älteren Bündel so lange nach außen drängen, bis sie eine so feste und harte Scheide bilden, daß das Dickenwachstum aufhört. Die Unrichtigkeit dieser Auffassung wurde außer durch MOLDENHAWER namentlich auch durch VON MOHL bewiesen. In seiner Abhandlung über die Struktur des Palmenstammes (1831) zeigt er, daß je weiter das Gefäßbündel sich dem Blatte nähert, desto mehr der Holzteil an Größe zu- und der Bastkörper an Größe abnimmt; er wird also dicker und fester, je mehr er sich der Peripherie des Stammes nähert, während er in seinem unteren Verlauf im Innern des Stammes dünn und weich ist²⁾. Was DESFONTAINES für zeitliche Entwicklungsdifferenzen nahm, zeigte sich nach MOHLS Untersuchungen als örtliche Verschiedenheiten, womit die ganze Theorie des zentralen Wachstums fiel.

Den Bau der einzelnen Gefäßbündel schildert MOHL im Anschluß an MOLDENHAWER. Sie bestehen nach ihm aus Bast, einem Bündel eigener Gefäße und dem Holzkörper, welcher immer dem Zentrum des Stammes zugekehrt ist. Das geringe Dickenwachstum des Palmenstammes wird auf das geringfügige Wachstum seiner Gefäßbündel zurückgeführt. *Dracaena*, dessen Dickenwachstum von DU PETIT-THOUARS konstatiert wurde, wird als abweichender Typus erkannt, ohne daß MOHL über die schon von MIRBEL³⁾ entdeckte Cambiumschicht ins Reine kommt. Über das Dickenwachstum der Dikotylen ist es ihm ebenfalls nicht gelungen sich eine klare Auffassung zu bilden, und seine Auseinandersetzungen über das Cambium aus dem Jahr 1858 sind nichts weniger als klar. Die Entwicklungsgeschichte im modernen Sinn bildet keineswegs den Schwerpunkt von MOHLS bedeutungsvoller Produktion, sein Hauptinteresse war die Klarlegung der verschiedenen beschreibend und vergleichend anatomischen, von den älteren Anatomen bis MOLDENHAWER und MEYEN angeschnittenen Fragen und seine Leistungen in dieser Hinsicht können schwerlich überschätzt werden.

Außer dem Palmenstamm hat MOHL den Stämmen der Baumfarne (1833) und der Cycadeen (1832) eingehende Untersuchungen gewidmet. Besonders wichtig ist seine Abhandlung über „die Entwicklung des Korkes und der Borke auf der Rinde baumartiger Dikotylen“ (1836), in welcher er ein von den früheren Anatomen sehr vernachlässigtes Thema aufnimmt und in glücklicher Weise durchführt. Während man früher die Borke als vertrocknete Epidermis oder ein Überbleibsel der abgestorbenen äußeren Rindenschicht betrachtete, zeigte MOHL, daß hier eine besondere von der „zelligen Hülle“ (= Rindenparenchym) ausgehende Periderm-

¹⁾ DESFONTAINES (1803) hat als erster den Unterschied im Bau des Stammes von Monokotyledonen (bes. Palmen) und Dikotyledonen ausführlich geschildert.

²⁾ MOHL, Vermischte Schriften. 1845. S. 153.

³⁾ BR.-MIRBEL, Ann. du Mus. Tome XIII.

bildung vorliegt, wobei das neue Gewebe sich entweder an der Oberfläche des Rindenparenchyms entwickelt und Kork bildet oder in tieferen Schichten der Rinde entsteht und ein Abschneiden und Vertrocknen größerer Gewebepartien als Borke veranlaßt (1836, S. 227). Mehrere Typen der Peridermbildung werden unterschieden, wie denn überhaupt die MOHLsche Arbeit bereits das meiste enthält, was wir über dieses Gewebesystem wissen.

Während MOHL als der eigentliche Begründer der neueren deskriptiven Pflanzenanatomie zu betrachten ist, steckt sein nächster Vorgänger und Zeitgenosse MEYEN noch allzusehr in der BERNHARDI-LINKSchen Vorstellungswelt, um zu den „Neueren“ gerechnet werden zu können, obwohl er in vielen Sachen bewandert war¹⁾. MEYEN hat, wie vorher erwähnt, eine umständliche Nomenklatur der Zelltypen geschaffen, die aber meistens nur bei den Morphologen und Systematikern Anklang fand. Ursprünglich nahm er, im Anschluß an die älteren Anatomen, drei Grundformen der Elementarorgane an: Zellen, Spiralröhren und Lebenssaftgefäße, welch letztere ein Zirkulationssystem (wie die Blutadern der Tiere) und überhaupt das Höchste, was die Pflanze hervorbringt, genannt werden²⁾. Sieben Jahre später hat er seine Auffassung verbessert, indem nunmehr die Zellennatur der Gefäße anerkannt wird (1837, S. 339). Über den Bau der Gefäßbündel vertritt er recht eigentümliche Ansichten: So wird der Siebteil das Mark des Gefäßbündels genannt und seine Elemente „Holzbündel-Markzellen“, weil sie den größten Anteil bei der Bildung des Holzbündels haben sollen. Daß diese Zellen einen trüben Saft austreten lassen, hat er nur in seltenen Fällen beobachtet (1837, I, S. 9). Im ganzen bezeichnet also MEYENS Auffassung der Gefäßbündel einen Rückschritt gegenüber MOLDENHAWER. In dem Abschnitt über den Bau des Dikotylenstammes in dem „Neuen System der Pflanzenphysiologie“ werden mit keinem Worte die krautartigen Stengel erwähnt. Über das Dickenwachstum des Baumstammes wird in Anlehnung an DUTROCHET u. a. behauptet, daß es von der inneren Rinde ausgeht. Diese Schicht soll aus dem in ihr absteigenden Bildungssaft, von den Knospen ausgehend, die neue Holzschicht bilden (S. 406). Die Vorstellung von dem in basaler Richtung fortschreitenden Dickenwachstum scheint MEYEN von DU PETIT-TOUARS (1809) entlehnt zu haben, von welchem die Theorie stammt, daß die Bildung des neuen Holzringes von den Knospen herrührt, indem diese eine Menge von Wurzeln treiben, die zwischen Holz und Rinde hinabwachsen und zu einer Verdickungsschicht verschmelzen.

Eine richtige Auffassung des sekundären Dickenwachstums trat selbstverständlich erst nach dem Durchbruch der modernen Zellentheorie in den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts hervor. Noch in UNGERS 1855 erschienenem Buche (S. 218ff.) wird der ganze Siebteil plus event. Cambium und Cribralparenchym „bildungsfähiges Zellgewebe oder Cambium“ genannt — also der Standpunkt MOLDENHAWERS vom Jahre 1812 beibehalten. Die sklerenchymatische Scheide um den Siebteil wird fortwährend als Bast aufgefaßt. In einer 1840 erschienenen Preisschrift, in der UNGER verschiedene Pflanzenstämme untersucht, wird das Cambium als zarte kleinzellige Schicht bezeichnet; vor der Entfaltung der Blätter soll sie jedoch bloß als „Interzellulärsubstanz“ vorhanden sein.

¹⁾ Vgl. auch die Charakteristik der beiden Forscher bei SACHS, 1875, S. 308ff.

²⁾ F. J. F. MEYEN, Phytotomie. 1830.

8. Fortschritte der Gewebelehre und Entwicklungsgeschichte seit 1850

Der Zeitraum zwischen UNGERS erwähntem Buche und SACHS' im Jahre 1868 erschienenem Lehrbuch — dem ersten modernen Lehrbuch der Botanik — bezeichnet wieder einen großen Fortschritt auf dem ganzen Feld der Pflanzenanatomie. Während die Untersuchungen von MOHL und UNGER mehr den späteren ontogenetischen Stadien des Zellhautgerüstes gelten, geht die Forschung jetzt in eine rein entwicklungsgeschichtliche Phase über, deren Vertreter vor allem NÄGELI und SACHS wurden, nachdem SCHLEIDEN durch seine in den vierziger Jahren veröffentlichten Arbeiten den neueren Ideen zuerst die Bahn geebnet hatte. Nebst einer entwicklungsgeschichtlichen Verwertung des von MOHL und früheren Forschern zusammengetragenen umfangreichen Materiales bezeichnet diese Periode vor allem ein Aufblühen der Zellenlehre, indem sich das Interesse immer mehr um den zuerst von MEYEN und MOHL in den Kreis der mikroskopischen Analyse gezogenen Zellinhalt konzentriert und viel Mühe auf die Lösung des schwierigen Zellbildungsproblems verwendet wird. Da die weitere geschichtliche Entwicklung der Zellenlehre den Gegenstand des folgenden Kapitels bildet, wollen wir hier nur die wesentlichsten Züge der seit dem Erscheinen von MOHLs Hauptwerken hervortretenden Errungenschaften der Gewebelehre schildern.

SCHLEIDEN hat wenig zum Fortschritt der beschreibenden Gewebelehre beigetragen, sein Hauptverdienst bleibt hier die Betonung der Entwicklungsgeschichte. Bei den Gefäßen betont er mit Nachdruck den Charakter von Zellenreihen (1845, I, S. 239). Die Gefäßbündel der Angiospermen werden in geschlossene (bei Monokotylen) und offene (bei Dikotylen) gesondert. Sie nehmen ihren Ursprung aus Zügen cambialer Zellen, die als Überbleibsel der embryonalen Gewebemassen anzusehen sind (schon UNGER betonte, daß alle Teile des Gefäßbündels aus einer Zellenart entstehen [1840]). Auch das Bildungsgewebe der von C. FR. WOLFF sogen. Vegetationspunkte wird mit dem Namen Cambium bezeichnet. In den fertigen Gefäßbündeln bleibt ein Teil des Cambiums zwischen Holz und Bast zurück und SCHLEIDEN rechnet auch den Siebteil zu diesem Cambium. In den geschlossenen Gefäßbündeln der Monokotylen sollen sich jedoch die Cambialzellen durch Resorption des Cytoblastems und Erweiterung ihres Lumens später umdifferenzieren (S. 245). Die prosenchymatische Zuspitzung der Holz- und Bastfasern soll durch nachträgliches Wachstum zustandekommen.

SCHACHT schließt sich in der scharfen Betonung des Entwicklungsgeschichtlichen im wesentlichen SCHLEIDEN an. Das Cambium wird mit den vasa propria der von MOHL untersuchten Monokotylenbündel identifiziert. Das Cambium der Gefäßbündel und das Cambium des Verdickungsringes sind jedoch zwei durchaus verschiedene Dinge, wie die Analyse des Lindenbastes lehrt (S. 264). Das Cambium der Nadelhölzer entwickelt nach der Innenseite nur Holz- und Markstrahlzellen aber keine eigentlichen Gefäße (1856, I, S. 211). (Einige der früheren Anatomen [LINK 1807, SPRENGEL 1812] hatten Spiralgefäße im Koniferenholz zu sehen geglaubt.) Die Holzzellen entstehen durch Längsteilung der Cambiumzellen; das Holzparenchym der Dikotylen entspricht einer Holzzelle, in deren Inneren durch Querteilung einige neue Zellen entstanden

sind (S. 154); die Existenz eines Interfascicalcambiums wird nachgewiesen und SCHACHT schildert ausführlich obwohl nicht immer zutreffend die Tätigkeit des Verdickungsringes in verschiedenen Stammtypen. HANSTEIN (1850) studierte die Entwicklung der Gefäßbündel im Embryo der Kryptogamen und bei der Keimung der Phanerogamen. Mehrere der SCHACHTschen Angaben und Vorstellungen wurden von NÄGELI kritisiert und berichtigt in dessen Arbeit über „das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel“ (1858). In dieser hauptsächlich dem Gefäßbündelverlauf im Stamme gewidmeten Abhandlung gibt NÄGELI zugleich eine Übersicht seiner Untersuchungen über die Entwicklung der Gefäßbündel oder Fibrovasalstränge, wie er sie nennt. Zugleich werden verschiedene neue Termini vorgeschlagen.

Statt der von SCHACHT benutzten Bezeichnung „Proparenchym“ für das Gewebe der Vegetationspunkte, führt NÄGELI den Namen Meristem ein. Von dem Urmeristem scheidet er dann die Folgermeristeme ab, zu denen vor allem das Cambium gehört, aber auch z. B. das Phellogen (Korkcambium). Die Gefäßbündel entstehen durch succedane Umbildung der Cambiumzellen¹⁾ zu Phloëm und Xylem, wobei ein mittlerer Teil des Cambiums erhalten wird oder in Cambiformzellen übergeht, unter welchem Namen NÄGELI gewisse Elemente des Siebteils versteht. — Der wesentliche Teil der Arbeit ist, wie gesagt, dem mehr morphologischen Problem der Gefäßbündelverteilung gewidmet, das NÄGELI sehr eingehend behandelt.

Die schon von HARTIG entdeckten Siebröhren hat NÄGELI erst später erkannt. Die richtige Auffassung des Cambiums in den Gefäßbündeln und seine Absonderung vom Siebteil verdanken wir erst SANIO (1863, S. 362), und mit der erweiterten Kenntnis des so lange vernachlässigten Leptoms reifte endlich die moderne Auffassung, daß die wesentlichen Elemente des vollständigen Bündels Gefäße und Siebröhren sind²⁾, während früher bald der Holzteil, bald Holz und Bast, bald das Cambium aus diesem oder jenem Grunde für wesentlich gehalten wurde. Der Bast sank auch allmählich zu einem bloß begleitenden mechanischen Gewebe herunter und es bildete sich der Begriff der Bündelscheide aus, die auch aus nichtsklerenchymatischen Zellen bestehen oder aber gänzlich fehlen kann³⁾. Die weitere Vertiefung unserer Kenntnisse über das Leitungssystem gehört schon in den Kreis der heutigen Forschung und wird in den Werken von DE BARY (1877), HABERLANDT (1918) und STRASBURGER (1891) geschildert.

9. Die Tüpfel

Bei der geschichtlichen Entwicklung der Lehre von den Gefäßbündeln ist noch einer Frage zu gedenken, die einen nachhaltigen Einfluß auch auf die Gewebelehre überhaupt ausübte, nämlich der Porosität der Gefäßwandung.

¹⁾ SACHS nannte in seinem Lehrbuch (1868, S. 90) das noch nicht differenzierte Gewebe des jungen Stranges Procambium.

²⁾ Siehe DE BARY, 1877, S. 330.

³⁾ SCHULTZ, SACHS, RUSSOW, zitiert in DE BARY a. a. O.

Schon MALPIGHI hat auf Längsschnitten durch das Koniferenholz die gehöften Tüpfel gesehen, faßt sie aber als Höcker (tumores) auf und bildet sie in Übereinstimmung mit dieser Auffassung als kreisförmige Höcker ab¹⁾. Auch LEEUWENHOEK hat die Poren der „punktierten Gefäße“ für Kügelchen (tuberculi) gehalten. Bei den späteren Phytotomen machen sich zwei Ideenrichtungen bemerkbar. Die einen, welche die Parenchymzellen als geschlossene Schläuche oder Bläschen auffassen, geben ungern eine Porosität der Wände zu, während die Anhänger der WOLFFschen Theorie, vor allem BR.-MIRBEL keinen Anstand nehmen, Poren anzunehmen auch an Stellen, wo solche nicht direkt beobachtet werden. MIRBEL, der in Übereinstimmung mit WOLFF von einem membranösen Gewebe in zwei Modifikationen: Zellgewebe und Röhrengewebe, spricht, generalisiert seine Beobachtungen über die Porosität der Gefäßwandung und läßt die Zellmembran, auch wenn sie ganz homogen und glashell erscheint, überall von Poren durchstoßen sein (criblées de pores²⁾), die die Transfusion der Säfte in allen Richtungen vermitteln. Die Gefäße (ausgenommen vasa propria), von denen die älteren Forscher (gelegentliche Beobachtungen LEEUWENHOEKS vielleicht ausgenommen) nur die Spiralaröhren gesehen hatten, teilt MIRBEL in poröse Röhren, falsche Tracheen (= Treppengefäße) und echte Tracheen (= Spiralgefäße), zu welchen in einer späteren Arbeit (1808, S. 45) noch zwei Kategorien hinzukommen, die „tubes mixtes“ (welche die Merkmale der vorher genannten vereint aufweisen) und die perlenschnurähnlichen Gefäße (vaisseaux en chapelet). Die letzteren faßt MIRBEL als aus Zellenreihen entstanden auf; diese genetische Auffassung der Gefäße wurde von den gleichzeitigen deutschen Anatomen außer TREVIRANUS völlig verkannt und erst VON MOHL nahm sie wieder auf. Übrigens hat schon MIRBEL die leiterförmig durchbrochenen Querwände der großen Gefäße beobachtet; auch diese Angabe wurde von MOHL für die Palmengefäße bestätigt. Diese Tatsache hat ja große Bedeutung für das Verständnis der Gefäßentwicklung. Jedoch verschmolzen bei MIRBEL diese hervorragenden Ansätze einer genetischen Auffassung (auch die Holzfasern wurden als Zellen erkannt) keineswegs zu einer durchgeführten Theorie. Die Tracheen bestehen nach ihm z. B. nur aus dem Spiralfaden, der an seinen beiden Enden an das umgebende Gewebe befestigt ist und durch den von demselben ausgeübten Druck in seiner Lage gehalten wird.

Die von MIRBEL beobachteten Gefäße tauchten bald auch in den Schilderungen der deutschen Phytotomen von 1802—1807 auf, und SPRENGEL, BERNHARDI, TREVIRANUS, RUDOLPHI, LINK u. a. vergeudeteten viel Scharfsinn auf die Klassifikation und das nähere Studium der Gefäßarten, wobei sie häufig in temperamentvolle Polemik, teils unter sich, teils mit MIRBEL gerieten. Gegenstand der schärfsten Angriffe gegen den letzteren waren aber weniger die Gefäße an sich, sondern vielmehr die Poren. MIRBEL wurde, wie erwähnt, von der richtigen Vorstellung geleitet, daß die Säfte nicht nur der Länge nach in den Gefäßen oder dem Holz transportiert wurden, sondern auch, obwohl langsamer, in der

¹⁾ Anatome plantarum Fig. 25.

²⁾ BR.-MIRBEL, 1802, I, S. 57. An dieser Stelle wird auch dargetan, daß Champignons und *Fucus* aus Zellgewebe bestehen. In seiner späteren Arbeit (s. unten) verbessert er jedoch seine Auffassung dahin, daß die gewöhnlichen Zellwände jetzt als in der Regel unperforiert bezeichnet werden.

Querrichtung die Gewebe durchwanderten. Seine Angaben über das Vorkommen und Aussehen der Poren waren aber nicht auf hinreichend genaue und umfassende Beobachtungen gestützt, und daher kommt es, daß er alle (auch die der Treppengefäße) als von einem wulstähnlichen Rand (*bourrelet*) umgebene Löcher schilderte, ja sogar dem Spiralband der Spiroiden wulstförmige Ränder andichtete. Von der an sich richtigen Vorstellung ausgehend, daß die Säfte nicht nur durch die Zellen permeieren, sondern auch verarbeitet werden; wird er sogar zur Annahme von Drüsenorganen in den Membranen verführt (damals dachte ja niemand an den Zellinhalt) und identifiziert diese hypothetischen Organe mit dem Ringwulst um die Poren. Die z. T. richtigen aber fehlerhaft interpretierten Beobachtungen MIRBELS konnten seine Widersacher nicht anerkennen, einige von ihnen verfielen aber in die Wahnvorstellung, daß MIRBELS Poren nichts anderes als den Wänden anhaftende Bläschen oder Körner des Zellinhaltes wären¹⁾. Es ist überraschend, daß selbst ein so geübter Mikroskopiker wie TREVIRANUS bei den porösen Gefäßen die Poren wie „kleine runde glänzende Körper“ sah, die selbst einen Schatten neben sich werfen, wenn das Licht von der Seite kommt! Dieser Forscher hat jedoch zuerst die großen Poren gesehen, welche die Gefäße mit den anliegenden Markstrahlzellen verbinden.

MIRBELS Ansicht wurde durch andere deutsche Forscher, BERNHARDI und RUDOLPHI, verteidigt. Während SPRENGEL und LINK sich betreffs des unverkennbaren Stoffaustausches zwischen den Zellen mit der etwas phantastischen Annahme eines Durchschwitzungsprozesses zu helfen versuchten, nahm BERNHARDI (1806, S. 36) eine weitgehende, obwohl zumeist unsichtbare Porosität der Wände an. RUDOLPHI beruft sich dagegen auf MALPIGHIS Ausdruck *utriculi*, wenn er die sonderbare Annahme macht, daß die Zellen „nach allen Richtungen ineinander greifen und zusammenhängen“²⁾. Für die Geschlossenheit der Zellen erklärt sich MOLDENHAWER (1812, S. 83), und stützt sich dabei unter anderem auf die direkten Versuche von JURINE (*Journal de physique* Bd. 56, S. 188) und auf die Tatsache, daß anthokyanhaltige Zellen von solchen mit farblosem Zellsaft umgeben sind. Er bemüht sich um ein besseres Verständnis der getüpfelten Gefäße und erörtert eingehend die Ursachen der fehlerhaften Beobachtungen früherer Forscher. An den Koniferentracheiden entdeckt er die von MALPIGHI übersehene Öffnung der auf den Radialwänden stehenden Hoftüpfel und beschreibt die großen Poren an der Kontaktstelle mit den Markstrahlen. Der schwierig zu entziffernde Bau der Hoftüpfel wurde übrigens sogar von MOHL unrichtig wiedergegeben und erst von SCHACHT und SANIO³⁾ entschleiert.

Die Frage der Poren im allgemeinen wurde durch MOHL endgültig gelöst, indem dieser Forscher gegenüber der Ansicht von TREVIRANUS, MEYEN u. a. zeigte, daß die Zellmembran durch Anlagerung von Verdickungsschichten in die Dicke wächst und daß die Poren nur Aushöhungen in den später aufgelagerten Schichten sind, während die

¹⁾ K. SPRENGEL, 1812, S. 93; TREVIRANUS, 1806, S. 59; LINK, 1807, S. 83; KIESER, 1815, S. 48.

²⁾ RUDOLPHI, 1807, S. 35. Dieser unkritische Forscher leugnet auch ganz die Zellennatur der Pilzhyphen und Algen.

³⁾ DE BARY. Vergl. *Anatomie* S. 168.

primäre Zellmembran stets ringsum geschlossen ist (1828; 1851, S. 19). Hierdurch wurde auch eine Versöhnung der einander schroff entgegengesetzten Ansichten über den Stoffaustausch angebahnt. Allerdings haben die späteren Entdeckungen der Siebplatten und der Plasmodesmen den Streit wieder angefacht und das Dasein oder die nachträgliche Entstehung von sehr feinen Löchern auch in der primären Membran erwiesen. Dies geschah aber zu einer Zeit, wo man schon über den endosmotischen Charakter des Stoffaustausches im klaren war, und die Plasmodesmen wurden deshalb theoretisch vorwiegend als Reizleitungsbahnen in Anspruch genommen. Was die Gefäße anbetrifft, so hatten ja mehrere Forscher schon vor MOHL ihre dünne und zusammenhängende äußere Haut nachgewiesen; es war also klar, daß auch hier die Poren bzw. Spalten oder Zwischenräume zwischen den Verdickungsleisten nicht eine offene Kommunikation zwischen den Gefäßen oder zwischen diesen und den angrenzenden Parenchymzellen, wie dies MIRBEL behauptet hatte, bedeuteten. Die spätere Entdeckung der Schließhaut mit dem Torus der behöfteten Tüpfel des Koniferenholzes zeigte ebenfalls, daß eine offene Kommunikation in der Querrichtung des Holzes nicht statthat. Diese Entdeckungen begannen später eine große Rolle für die Theorie der Wasserleitung zu spielen, indem in neuerer Zeit die u. a. von SACHS aufgestellte Theorie von der Leitung in der Gefäß- bzw. Tracheidenmembran der physiologisch besser begründeten Theorie von der Fortleitung durch das Lumen weichen mußte; für eine solche Röhrenfortleitung, namentlich im Sinn der Kohäsionstheorie, wird selbstverständlich eine Geschlossenheit der Seitenwände der leitenden Elemente gefordert. Die rein anatomischen Befunde über die Poren konnten also nicht verfehlen, anregend und fördernd auf die physiologische Forschung zu wirken, wie überhaupt die richtige Auffassung dieses Problems von fundamentaler Bedeutung ist für die Lehre von der Zelle als zugleich selbständiger Organismus und als Teil eines Ganzen.

Mit der Vertiefung und Erweiterung der Kenntnisse von den Geweben verloren die Gefäße einigermaßen die dominierende Stellung, die sie als würdiger Forschungsgegenstand von jeher im Bewußtsein der Phytotomen eingenommen hatten, und man gewöhnte sich, in ihnen nur eine Spezialausbildung von Zellen zu erblicken. VON MOHLS und später NÄGELIS Forschungen richteten sich auf die Eigentümlichkeiten im Zellwandbau im allgemeinen und diese Forscher bemühten sich, das vorher vernachlässigte Wachstumsproblem von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zu betrachten. VON NÄGELI (1858, S. 7) rührt z. B. die für das teleologische Verständnis der Gefäßformen wichtige Angabe, daß in noch in Streckung begriffenen Teilen nicht poröse Gefäße, nur „abrollbare“ Spiral- oder Ringgefäße vorkommen. Wie vorher erwähnt, waren es ursprünglich physiologische Gesichtspunkte, von denen die Gefäßforschung geleitet wurde. Auch fernerhin macht sich eine Wechselwirkung der physiologischen und anatomischen Forschung geltend und der Aufschwung, den die Physiologie nach der Mitte des vorigen Jahrhunderts erfuhr, hat sicher als mächtiger Anstoß auf die anatomische Forschung gewirkt. Die meisten der neueren Errungenschaften der Gewebelehre sind unter dem Banner der durch SACHS und SCHWENDENER begründeten und dann namentlich durch HABERLANDT weiter ausgebauten „physiologischen Pflanzenanatomie“ erzielt worden.

10. Die Epidermis

Das Gewebe, das, außer den Gefäßbündeln und dem Mark- und Rindenparenchym, ziemlich frühzeitig die Aufmerksamkeit auf sich lenkte, war — und man findet dies recht natürlich — die Epidermis. Schon MALPIGHI hat die Epidermis von jungen Stengeln gezeichnet. Nach GREW besteht die Haut aus der äußeren Zellschicht des Parenchyms. Von ihm stammt auch die Angabe, daß der Epidermis Holzgefäße (lignous vessels) eingelagert wären, die auch in den späteren Phantastereien HEDWIGS spuken. Was für Tatsächliches dieser sonderbaren Annahme zugrunde liege, ist schwierig zu entziffern. Vielleicht deutet die Aussage GREWS, daß die besagten Gefäße kaum mikroskopisch demonstrierbar sind, auf eine reine Gedankenkonstruktion. Er beruft sich nämlich darauf, daß die Epidermis leichter der Länge nach einreißt; die Gefäße sollen sie querüber fester machen. Auch die Spaltöffnungen hat GREW beobachtet und von der Spitze eines Lilienblattes gezeichnet (1682, Seite 153, Tafel 48). Sie werden als Poren oder Mündungen (orifices) beschrieben, die für Aufnahme oder Abgabe von etwas für den Pflanzenkörper Nützlichem dienen. Durch ein gutes Vergrößerungsglas beobachtet, scheinen sie etwa $\frac{1}{6}$ bis $\frac{1}{8}$ Zoll voneinander zu stehen.

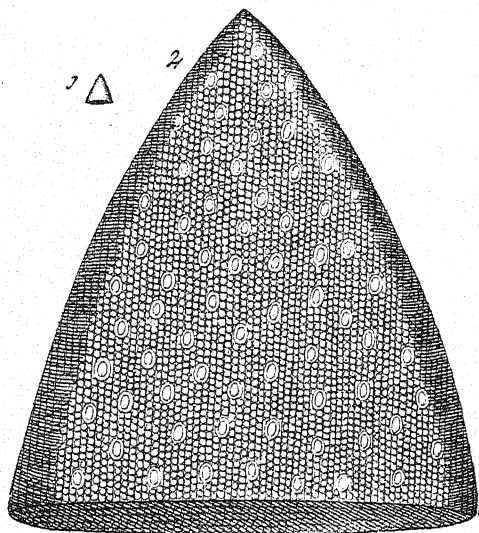


Fig. 9. Spitze eines Lilienblattes mit Spaltöffnungen nach GREW.

Unter den späteren Phytotomen herrschten geteilte Meinungen über die Natur der Oberhaut. LUDWIG (1757, S. 166) sagt, daß sie der Oberhaut der Menschen vollständig ähnlich sei, und lange ließ man sich von der Vorstellung leiten, daß sie eine aus den obersten Zellwänden des Parenchyms zusammenhängende Schicht darstelle (MIRBEL, SPRENGEL, RUDOLPHI, LINK waren dieser Meinung). TREVIRANUS faßt die Epidermis des Stengels als die erhärtete oder vertrocknete Außenschicht der äußersten Rindenzellschicht des Stengels auf (1806, S. 139). Allein MOLDENHAWER vertritt die richtige Ansicht und spricht schon von Epidermiszellen. In der drei Jahre späteren Phytotomie von KIESER wird aber fortwährend die Epidermis als „der äußerste, aus einer besonderen Membran gebildete Überzug der Blätter und blattartigen Teile“ bezeichnet, ja dieser ziemlich scholastisch anmutende Forscher glaubt noch an HEDWIGS lymphatische Gefäße (1815, S. 15).

Da man sich beim Studium der Oberhaut vor MOHL ausschließlich auf die mikroskopische Ansicht von Tangentialschnitten oder abgezogenen

Stücken stützte, ohne auch nur einen einzigen tauglichen Querschnitt zu verfertigen, mußte auch die Kenntnis der Stomata sehr mangelhaft ausfallen.

Die Spaltöffnungen wurden zum ersten Mal einigermaßen richtig von RUSSWORM abgebildet. Dieser originelle Mann, der sich fast allein für Befruchtungsvorgänge interessierte, faßte aber die Stomata, wo er

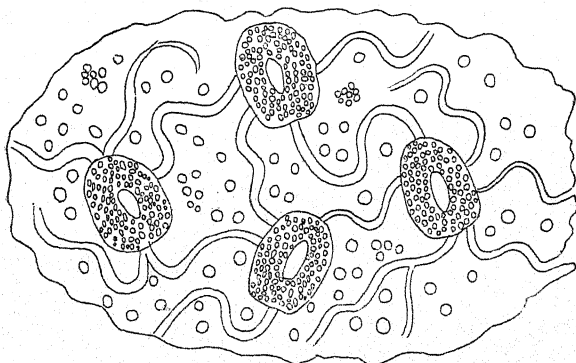


Fig. 10. Epidermis eines Farnblattes.
Nach von GLEICHEN-RUSSWORM.

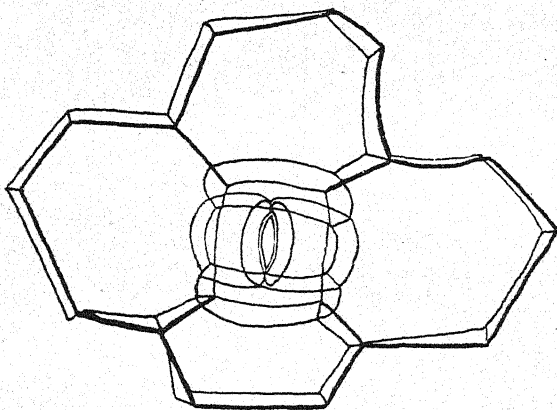


Fig. 11. Spaltöffnung eines *Tradescantia*-Blattes.
Nach MOLDENHAWER.

sie beobachtete, nämlich an Farnblättern, als Staubbeutel auf. Die geschlängelten Tangentialwände der Epidermiszellen, die er ganz richtig wiedergibt, nennt er Staubfäden¹⁾. Er hat die Spalte gesehen und gibt sogar an, daß sie mit Wasser befeuchtet offen steht und sich beim Eintrocknen verschließt (a. a. O., S. 30).

Von späteren Forschern werden sie meist als Poren, als Löcher im Oberhäutchen beschrieben. MIRBEL schildert sie als der Länge nach gespaltene Ellipsen und nennt die Spaltöffnungen „pores allongées“ zum Unterschied von anderen Poren (1802, S. 31). In einer späteren Arbeit bezweifelt er sogar deren Existenz (1815, S. 36).

RUDOLPHI und LINK bilden sie in einer viel schlechteren Weise als

VON GLEICHEN ab. Die Schließzellen werden als ein Ring oder Wulst gesehen und mit einem Schließmuskel verglichen. Etwas besser hat sie SPRENGEL (1812) gezeichnet. Vergleicht man aber seine Fig. 8, Taf. II von der Oberhaut von *Tradescantia discolor* mit MOLDENHAWERS Fig. 5, Taf. V vom nämlichen Objekt, so bemerkt man einen großen Unterschied. MOLDENHAWER stellt fest, daß die Schließzellen wahre, mit einem grünen Inhalt versehene Zellen sind. Auch die Nebenzellen und die Atmungshöhle wurden richtig aufgefaßt (1812, S. 95 ff.). Die

¹⁾ W. F. Freiherr von GLEICHEN, genannt RUSSWORM, 1764, Taf. III, Fig. 5, Taf. XXIV, Fig. 9. 1781, Taf. XXV.

Entstehung der Spaltöffnung durch Teilung von Epidermiszellen wurde dagegen erst von MOHL (1838) beschrieben. Daß an verholzten Zweigen die Lentizellen sich nur unter Spaltöffnungen entwickeln, hat F. UNGER nachgewiesen (1836, S. 577). Die Anatomie dieser Organe wurde gleichzeitig von MOHL studiert.

Das allgemeine Vorkommen der Stomata wurde namentlich von RUDOLPHI nachgewiesen. TREVIRANUS entdeckte sie an der Basis der Moossporogonien (1811, S. 10). MIRBEL beschrieb die Stomata bei *Marchantia* (1823, S. 93). LINK wies nach, daß die *Pinus*-Spaltöffnungen zuweilen durch Harz verstopft sind.

Was die Funktion der Spaltöffnungen anbetrifft, so wurden sie als Durchlüftungsorgane aufgefaßt, noch lange bevor man etwas über die Blattfunktion wußte. Ihre Wegsamkeit für Gase scheint aber erst durch JURINE experimentell bewiesen zu sein (Journ. d. phys. Bd. 56, S. 185). Er brachte die Blätter unter die Luftpumpe und sah Luftblasen austreten nur an den Stellen, wo Spaltöffnungen vorkamen. MOLDENHAWER faßt ihre Tätigkeit bei der Transpiration richtig auf. Daß ihre von den meisten Forschern beobachtete Verschließbarkeit in Zusammenhang mit Transpirationshemmung steht, wurde aber erst später festgestellt. Es fehlte auch nicht an sonderbaren Hypothesen über die Funktion der Stomata. Die von MIRBEL (1802, S. 84) aufgeworfene Vermutung, daß sie als Absorptionsorgane für Wasser dienten, wurde von RUDOLPHI aufgenommen und weiter ausgebaut. Nach demselben hätten auch die Haare die Funktion, Wasser aufzusaugen. LINK faßt dagegen die Stomata und Haare als „Ausleerungsdrüsen“ auf (1812, S. 35) und nach SPRENGEL sollen sie sogar die komplizierte Aufgabe haben, „die atmosphärischen Stoffe zu zersetzen“ (1812, S. 95). Die Spaltöffnungen geben also — neben den Gefäßen (vgl. oben) — eine reiche Probekarte ab über alles was man von der möglichen Funktion anatomischer Strukturen ausdenken kann; auch die neuere physiologische Pflanzenanatomie liefert dergleichen Beispiele: man denke an die Statolithen, Lichtsinnesorgane, reizleitende Strukturen, und nicht zuletzt an die verschiedenen physiologischen Ausdeutungen der Kernteilungsfiguren. Die experimentelle oder vergleichend kritische Forschung hat in diesen Fällen die zumeist aus Analogien aus dem Tierreich gezogenen Rückschlüsse auf die Funktion aus dem Bau nicht immer bestätigt. Trotzdem ist nicht zu verkennen, daß die geschichtliche Entwicklung unserer Kenntnisse von den Beziehungen zwischen Bau und Funktion immer diesen Weg der „Arbeitshypothesen“ einschlägt.

11. Gewebesysteme. Klassifikation der Gewebe

Eine rationelle Unterscheidung und Benennung der Gewebe konnte selbstverständlich erst nach dem Durchbruch der entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkte erfolgreich werden. Aber schon von den ersten Anfängen der Phytotomie an war man bemüht, das Gesehene zu ordnen und die Vielheit der Tatsachen in ein System von generellen Begriffen einzuordnen. Es liegt in der Natur der Sache, daß die Zahl der wirklich unterschiedenen Gewebearten anfangs sehr gering war, um später, in dem Maße wie sich die Erfahrung bereicherte und namentlich die entwicklungsphysiologischen und physiologischen Kenntnisse tiefer gingen, erheblich größer zu werden.

Die älteren Anatomen unterscheiden im allgemeinen nur Gefäße und Parenchym; etwas später kam hierzu noch das Fasergewebe. Ziemlich früh begann man auch von Elementarorganen zu reden, worunter man Organe verstand, die sich aus keinen andern Organen, wohl aber aus organischen Bestandteilen zusammensetzten. Dieser analytische Begriff wurde aber recht willkürlich benutzt, was man daraus ersieht, daß z. B. noch KIESER (1815, S. 1) zu den Elementarorganen rechnet: Zellen, Spiralgefäße, lymphatische Gefäße und — Poren! Mit dem Namen anatomisches System belegt derselbe Forscher Formationen (Gewebe) aus unter sich gleichen Elementarorganen, z. B. Zellengewebe (Parenchym), Gefäßbündel. In den meisten Arbeiten dieser Zeit wurden aber die anatomischen Erscheinungen ohne alle Ordnung nebeneinander angereiht und besprochen. MOLDENHAWERS großes Buch zerfällt z. B. nur in zwei Abschnitte, „Von den Umgebungen der Spiralgefäße“ und „Von den Spiralgefäßen“, und in 93 Paragraphen wird fast das ganze Gebiet der Anatomie durchwandert.

Während das Gewebe der Gefäßbündel von Anfang an als besonderes System anerkannt wurde, hat man unter dem Begriff Parenchym (GREW) oder Zellengewebe die meisten übrigen Gewebearten zusammengeworfen. Zuerst wurde hiervon das Hautgewebe abgegliedert. In den Schriften von LINK, SPRENGEL u. a. wird die Epidermis nebst Spaltöffnungen und Anhängseln gesondert abgehandelt. Alles übrige parenchymatische Gewebe wurde, nach Absonderung der Milchgefäße, Harzgänge und Ölbehälter als „Zellengewebe“, später, nach dem Durchbruch der SCHLEIDENSchen Ansichten, unter dem von SACHS (1868, S. 100) konsequent benutzten Namen Grundgewebe geschildert. Diese Dreiteilung der Gewebesysteme (Grundgewebe, Hautgewebe, Gefäßbündel) figurierte noch in neueren, deskriptiv anatomischen Darstellungen¹⁾. Hierbei wird jedoch nunmehr unter System ein Konglomerat von Geweben gemeint, die ihrerseits aus gleichartigen Elementarorganen bestehen (SACHS, 1887, S. 116 ff.).

Von deskriptivem Standpunkt ist auch die Einteilung UNGERS gemacht. Er spricht von Zellkolonien und Zellfusionen und unter den letzteren Begriff werden unterschiedslos so verschiedene Dinge wie Kopulation der Spirogyren, Milchsaftgefäße und Tracheen geführt. Es leuchtet ein, daß mit solchen rein morphologischen Unterscheidungen wenig Übersichtlichkeit gewonnen wird, ja, sie zeugen von einem Mangel an historischem Gefühl. Der alte Parenchyembegriff hatte einen physiologischen Sinn, und ein Grund, der dazu beitrug, daß er so lange seine Herrschaft behielt, war zweifelsohne, daß den safterfüllten Bläschen, wo sie auch vorkamen, immer nur dieselbe Funktion beigelegt wurde: den Saft aufzubewahren und zu „verfeinern“ — „der Saft“ war ja lange der Lieblingsbegriff des Physiologen, in dem alles Unbekannte, „das Rätsel des Lebens“, untergebracht wurde. „Jede Zelle“, sagt LINK (1807, S. 86) „ist als eine Glandel anzusehen, welche den Saft bereitet und aufbewahrt“. Ein anderes Zeugnis der physiologischen Denkweise ist die Tatsache, daß die Interzellularen gleich nach der Entdeckung als ein Gefäß- oder Durchlüftungssystem aufgefaßt wurden — vom rein morphologischen Gesichtspunkt wäre dies nicht geschehen.

¹⁾ STRASBURGER: „Morphologie“ im Bonner Lehrbuch.

Das Grundgewebe ist auch von deskriptivem Standpunkte ein zu weiter und diffuser Begriff, um bei fortschreitender Detailkenntnis aufrecht gehalten zu werden. DE BARY (1877) sieht sich deshalb veranlaßt, mehrere Arten der Zellengewebe zu unterscheiden. Und schon viel früher gab die Vielgestaltung der dünnwandigen Zellen Anlaß zur Aufstellung mehrerer Typen. Ein gesundes Ebenmaß der Klassifikation auf historischem Grund wird jedoch erst erzielt, wenn die fertigen Gewebe als Anpassungserscheinungen betrachtet werden. Hiermit fällt notwendig der Begriff Grundgewebe in sich zusammen und macht einer Reihe von mehr weniger scharf unterschiedenen und charakterisierten Gewebeformen Platz. Die in neuerer Zeit wieder lebhaft aufgenommene anatomisch-physiologische Forschung ist also eigentlich ein Zurückgehen zu früheren, gesunderen Gesichtspunkten. Man hat es als eigentümlich gefunden, daß SACHS, der doch einen rein physiologisch-anatomischen Standpunkt einnahm, so fest an dem Grundgewebebegriff hielt¹⁾. Aber hierbei ist zu bedenken, daß die Individualisierung der Gewebe bei den Pflanzen zumeist auf einer weit niedrigeren Stufe stehen bleibt als bei den Tieren. Gewebeformen, die durch ihre Lage der Assimilationstätigkeit ganz entzogen sind, z. B. die primäre Rinde der Bäume, enthalten wohlausgebildete Chlorophyllkörper. Oder dasselbe Gewebe kann, wie bei den Sukkulenten, zugleich als Aufspeicherungs- und Assimilationsgewebe funktionieren. In einigen Fällen, z. B. bei dem sog. Aërenchym, ist auch die angegebene Spezialfunktion ziemlich hypothetisch. Überhaupt bereitet die schwache Spezialisierung vieler Gewebe Schwierigkeiten bei der anatomisch-physiologischen Klassifikation. Zwei neue Zweige der Phytotomie, die experimentelle und die pathologische Anatomie, vertreten durch VÖCHTING, KÜSTER u. a., sind vielleicht berufen, die schwebenden Fragen der Gewebeklassifikation zu lösen. Die experimental-anatomische Forschung untersucht den Einfluß willkürlicher Abänderungen der Funktion auf den Bau der Gewebe, arbeitet also mit exakter Methodik und bildet eine willkommene Ergänzung der vergleichend vorgehenden physiologischen Anatomie. Das gleiche gilt von der pathologischen Anatomie, die namentlich neue Belege dafür beigebracht hat, daß die parenchymatischen Gewebe zumeist wenig spezialisiert sind und verschiedene Funktionen auszuüben vermögen.

B. Die Entwicklung der Zellenlehre

1. Entstehung und Fortpflanzung der Zellen

Die Lehre von der Zelle als alleinigem Bauelement des Pflanzenkörpers, als einzigem Elementarorganismus, hat sich in den dreißiger Jahren des neunzehnten Jahrhunderts entwickelt. Schon früher hatte man die Zellennatur der Fasern zugestanden. Ausschlaggebend war aber namentlich MOHLS in der Abhandlung „Palmarum structura“ erwähnter Befund, daß die Gefäße aus Zellenreihen entstehen, denn für diese Bildungen hielt man am zähesten an der alten Auffassung fest, daß sie neben den Utriculis (Zellen) wahre Elemente seien.

¹⁾ Siehe HABERLANDT, 1918, S. 68.

Es war der entwicklungsgeschichtliche Gedanke, gestützt auf entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen, der hinter der Zellenlehre stand. Als man sah, daß die jungen Organe aus gleichartigen Bläschen bestehen, und daß aus diesen durch fortschreitende Veränderungen der Größe, der Form, der Struktur die komplizierte Gewebedifferenzierung des fertigen Gliedes entsteht, war es nicht verwunderlich, daß man auch eine Entwicklungsgeschichte der Zellen haben wollte. Und die Bemühungen, die Entstehung der Bläschen, Kämmerchen und Röhrchen zu erklären, sind viel älteren Ursprungs als die Zellenlehre.

Die ältere Richtung der Pflanzenanatomie betrachtete ja die Zelle nicht als den Anfang der Entwicklung, sondern als deren Endresultat und die Theorie GREWS, sowie die späteren Theorien von WOLFF, SPRENGEL und LINK gingen darauf hinaus, die sich ihrer Beobachtung entziehende Entstehung der Gewebeelemente zu erklären. Was diese Forscher behaupten, ist nichts weniger als eine stetige Urzeugung von Zellen. Man ersieht dies sehr deutlich aus SPRENGELS Darstellung von 1812. Nach einem Paragraphen über die „Entstehung der festen Teile nach Begriffen“, worin namentlich chemische Tatsachen herangezogen werden, entschließt er sich, auch die Beobachtung zu Rate zu ziehen; geht hierbei jedoch von der durch die damalige Naturphilosophie inspirierten Meinung aus, daß die Zellen aus Bläschen ihren Ursprung nehmen müssen, denn, wie er sagt, „in Kugeln drückt sich die ewige Lebenskraft des Universums aus, in Kugeln tritt zuerst auch der schwache Keim des Lebens aus der Flüssigkeit hervor“ (1812, S. 71)! Daß SPRENGEL nach diesem Glaubensbekenntnis allerlei Bläschen, Tröpfchen und Körner für Zellkeime hält, kann nicht wundernehmen.

Diese Grundvorstellung der älteren Phytotomen — die Urzeugung von Pflanzenzellen mitten im Gewebe — behielt ihre Herrschaft weit in das neunzehnte Jahrhundert hinein. Ihr hervorragendster Vertreter war SCHLEIDEN. In seiner bekannten Schrift „Beiträge zur Phytogenesis“ (1838) schildert er, wie Zellen durch eine Art von Kondensation oder Koagulation aus einer Muttersubstanz entstehen. Diese Substanz wird „Cytoblastem“ genannt und soll aus Zucker, Dextrin und Schleim bestehen (1845, S. 197).

Daß SCHLEIDEN unter Cytoblastem keine lebende Materie versteht, sondern nur eine Mischung von organischen Stoffen, geht u. a. aus seiner Auffassung der Gärung hervor (S. 205). Wir haben hier, sagt er, „als gegeben eine Flüssigkeit, in der Zucker, Dextrin und eine stickstoffhaltige Materie, also Cytoblastem, vorhanden ist. Bei der gehörigen Wärme, die vielleicht zur chemischen Wirksamkeit des Schleimes nötig ist, entsteht hier, wie es scheint, ohne Einfluß einer lebenden Pflanze ein Zellenbildungsprozeß (die Entstehung der sogen. Gärungspilze)“¹⁾. SCHLEIDEN hat sich jedoch auf gewisse Tatsachen gestützt, die seine Theorie über bloße Vermutungen früherer Forscher erhob. ROBERT BROWNS Entdeckung des Zellkerns (nucleus) (1833) wurde ihm zum Ausgangspunkt: Die Schleimteile im Cytoblastem ziehen sich zu einem Zellkern (Cytoblast) zusammen, um diese herum kondensiert sich eine Schleimschicht, deren Oberfläche zur neuen Zellenwandung wird. Im Gewebe sitze die neue Zelle wie ein Uhrglas an der Wand der Mutterzelle und dehne sich allmählich aus.

¹⁾ Diese Theorie der Entstehung der Gärungspilze vertrat noch UNGER (1855, S. 128).

Diese auf ungenauen Beobachtungen aufgebaute Theorie, der sich auf dem tierischen Gebiet bald darauf SCHWANN (1839) anschloß, konnte nicht den sorgfältigeren Beobachtungen anderer Forscher standhalten. Schon einige Jahre vor dem Hervortreten SCHLEIDENS hatte MIRBEL eine interessante Abhandlung über *Marchantia* veröffentlicht, in der er, außer verschiedenen bemerkenswerten Berichtigungen seiner früheren Ansichten über den Gewebebau usw., auch Beobachtungen über Zellbildung mitteilt. Er hat die Keimung der Sporen, sowie die Entwicklung der Brutkörperchen verfolgt. Bei der Sporenkeimung hat er nichts beobachtet, was auf das Entstehen von Zellen aus intrazellulären Körnern hindeuten könnte; zu der richtigen Auffassung ist er jedoch nicht vorgedrungen, sondern glaubt, daß die Neubildung durch Zellensprossung vor sich gehe¹⁾. Bei der Anlage der Brutkörperchen soll dagegen eine große Zelle durch die simultane Entstehung von Wänden in ein Gewebe aufgeteilt werden. Bei der weiteren Ausbildung der Brutkörperchen sollen jedoch neue Zellen zwischen den alten auftauchen. MIRBEL nimmt folglich drei Zellbildungstypen an, die er nennt: der superzelluläre, der intrazelluläre und der interzelluläre (a. a. O., S. 28).

Mit diesen unzusammenhängenden und teils unrichtigen Anschauungen MIRBELS war nicht viel Einsicht in das Zellbildungsgeschehen gewonnen. Besser war ihm die Beobachtung der Pollenkörnerbildung gelungen (schon AD. BRONGNIART hatte 1827 die Entstehung der Pollenkörner von *Cobaea scandens*, obzwar unvollkommen, verfolgt); MOHL beschrieb 1833 die Tetradenteilung in den Sporangien einiger Kryptogamen (*Riccia*, *Anthoceros* u. a.) als einen echten Zellteilungsvorgang, der sich in mehrerer Hinsicht mit MIRBELS Resultaten deckte. Ein Unterschied in den Auffassungen der beiden Forscher bestand jedoch: MIRBEL glaubte in den Antherenfächern vom Kürbis gefunden zu haben, daß die vier Scheidewände, an der angeschwollenen Wand der Mutterzelle beginnend, gegen das Zentrum der Zelle wachsen, wodurch das Innere passiv in vier Portionen aufgeteilt wird; MOHL behauptet dagegen, daß bei der Sporenbildung die Aufteilung des Inhaltes vorangeht, und diese richtigere Auffassung suchte er 1839 durch erneute Untersuchungen an *Anthoceros laevis* zu stützen, wobei die Beschreibung, die über den Vorgang geliefert wird, an der Unklarheit leidet, daß er mehrfach den Kern mit dem Chromatophoren verwechselt. Dadurch, daß er die Aufmerksamkeit auf den Inhalt der Zelle und nicht bloß auf die Wand lenkte, hat somit MOHL die moderne Theorie der Zellteilung vorbereitet. Überhaupt gebührt ja diesem Forscher das Verdienst, neben MEYEN, UNGER und SCHACHT mit der gewohnheitsmäßigen Vernachlässigung des Zellinhaltes gebrochen zu haben.

Die tatsächlich beobachteten Fälle von Zellteilung mußten jedoch sehr erweitert werden, ehe man zu einem abschließenden Urteil gelangen konnte. War doch SCHLEIDEN einige Jahre nach den erwähnten Befunden von MIRBEL, MOHL u. a. mit seiner unverdiente Aufmerksamkeit erregenden Theorie hervorgetreten. Vor allem machte sich das Bedürfnis nach guten Beobachtungen geltend: die verkehrten Hypothesen und Theorien, die SCHLEIDENS an der Spitze, waren nichts anderes als wort-

¹⁾ BR.-MIRBEL, Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha*. Extrait des nouv. Ann. d. Mus. d'Hist. natur. T. I. Sonderabdr. Seite 12.

reiche nebelhafte Umhüllungen dürrtiger, fragmentarischer Tatsachen. Auch generalisierte man einzelne Befunde; ein Forscher hatte die Pollenzellbildung verfolgt, ein anderer die Vorgänge im Embryosack, ein dritter kannte nur die Teilung der Algenzellen und eine einheitliche und zugleich richtige Auffassung wollte sich nicht einfinden.

MOHL war unermüdlich, wenn es galt, neue Tatsachen beizubringen, die theoretische Verwertung kam aber manchmal zu kurz. Er verfolgte den wirklichen Verlauf einer Zellteilung an lebendem Material und zwar an *Cladophora*; vorher hatten DUMORTIER¹⁾ und MORREN (1836) Teilung bei *Conferva*, bezw. *Closterium* beobachtet. MOHL zeigte die Unzulänglichkeit der z. B. von TREVIRANUS bezüglich desselben Objekts (*Cladophora*) gemachten Annahme, daß Zellen bei ihrer Entstehung sehr klein sein müssen, und beschrieb das Wachstum, die Verzweigung und Zellteilungen bei dieser Alge (1836).

MOHLS Befunde wurden bestätigt und generalisiert von MEYEN, der auch einige neue Beobachtungen an Kryptogamen hinzufügte. KÜTZING (1843, S. 60) gab viele neue Beispiele der Zellteilung bei Algen. Obwohl MEYEN offenbar von der weiten Verbreitung dieses Zellbildungsmodus überzeugt war, fehlten aber bis 1841 alle Beobachtungen über vegetative Zellteilung bei höheren Pflanzen und dies mag den anfänglichen Erfolg von SCHLEIDENS Theorie erklären. Bisher war die feinere Struktur der Vegetationspunkte ein unbekanntes Land, die Meristemzellen hatte noch niemand deutlich gesehen. UNGER (1841, S. 389) war der erste, der diese Lücke auszufüllen versuchte: Durch zahlreiche Beobachtungen an verschiedenen wachsenden Pflanzenteilen kam er zu dem Schluß, daß die Zellen durch Teilung entstehen müssen und nicht in der von SCHLEIDEN behaupteten Weise. UNGERS Vorgehen ist interessant, weil er nicht nur die Zellteilung (in Haaren, Pollenkörnern) direkt verfolgte, sondern auch durch Überlegungen über das Internodienwachstum und Messungen der Zellen am Vegetationspunkt sowie durch die tatsächlich verschiedene Dicke der Wände induktiv auf Teilungsvorgänge schloß. Er setzte seine Beobachtungen in den folgenden Jahren fort und taufte den von ihm angenommenen Zellteilungsvorgang, den er für den gewöhnlichen erklärte, als merismatische Zellteilung (1844a, S. 489; 1844b). Für UNGER war anfangs, wie für MIRBEL, die Wandbildung das Wesentliche, der Inhalt wurde nach seiner Meinung durch die Querwand passiv geteilt. Dem Kern schrieb er keinen wesentlichen Einfluß bei der Teilung zu; nur in dieser Hinsicht war aber der heftige Angriff, den SCHLEIDEN (1845, S. 209) gegen ihn richtete, berechtigt. Dagegen hob er in seiner späteren Mitteilung die Beteiligung des Zellinhaltes bei der Teilung hervor.

NÄGELI, der sich gleichzeitig mit UNGER dem Studium der vegetativen Zellbildung widmete, griff tiefer in die Entwicklung der Cytologie ein. Teils waren seine Untersuchungen breiter angelegt, indem er in allen Klassen des Pflanzenreichs Beobachtungen machte, teils würdigte er auch die Vorgänge im Zelleninneren, wo er im Anschluß an SCHLEIDEN das stetige Vorkommen eines Kerns nachwies. NÄGELIS Auffassung klärte sich aber erst mit der Zeit. In seiner ersten Mitteilung (1842, S. 252) frönt er bis zu einem gewissen Grad der SCHLEIDENSchen Theorie. In den Wurzelspitzen sollten, behauptete er, die neuen Zellen um die zwei

¹⁾ 1832: siehe MEYEN, 1838, II, S. 344.

Tochterkerne entstehen und erst bei ihrer weiteren Ausdehnung zusammenstoßen und die Mutterzelle ausfüllen. Später änderte er aber gestützt auf neue Beobachtungen seine Auffassung (1844 u. 1846). Die Wand soll simultan um die neuen Zellen ausgeschieden werden. Hierbei generalisierte er allerdings seine Befunde an höheren Pflanzen und leugnete die von MOHL bei *Cladophora* beschriebene succedane Zellteilung. MOHL anderseits ließ die Querwand immer succedan entstehen, wobei er freilich zugibt, daß es selten gelingt, die allmähliche Ausbildung der Scheidewände zu beobachten und daß er sich vornehmlich auf Analogien mit *Cladophora* usw. stützt (1851, S. 217f.).

Der Streit um die Deutung der Wandbildung als simultan oder succedan hatte seinen Grund in den Vorstellungen über die die Teilung begleitenden oder verursachenden plasmatischen Vorgänge. Wie schon erwähnt, begann man in den dreißiger Jahren dem Inhalt der Zellen größere Aufmerksamkeit zu widmen. Früher waren die Vorstellungen über den „Saft“ oder „Schleim“ der lebenden Zellen durchaus unklar. Die Zellen wurden ja überhaupt nicht als Elementarorganismen aufgefaßt, sondern als Behälter, als Schläuche, als Leitungsorgane für diesen überaus rätselhaften „Saft“, über den man zumeist nichts Näheres wußte, jedoch in ihn die Ursache aller Lebenserscheinungen verlegte. Als Beispiele der vollständigen Gleichgültigkeit der meisten Phytotomen für den Zellinhalt mag erwähnt sein, daß J. P. MOLDENHAWER nichts über Chloroplasten zu wissen scheint und immerfort von einem „grünlichen Saft“ in den Parenchymzellen spricht, obwohl die Chlorophyllkörner schon von CHR. WOLFF (1725, S. 623) erwähnt wurden; ferner glaubte noch KIESER (1815, S. 37), daß die lebendigen Zellen der Blumenkrone mit Luft gefüllt seien. Andere, wie LINK und TREVIRANUS, waren zwar keine Ignoranten, sie haben aber auch nicht viel gesehen.

In den vierziger Jahren brach aber die neue Zeit heran. MEYEN, der in gewisser Beziehung ein Bindeglied zwischen der alten Phytotomie und der neueren durch MOHL begründeten Richtung darstellt, widmet ein Kapitel in seinem Neuen System der Pflanzenphysiologie der „Funktion und Bildungen der Pflanzenzellen“ und in besonderen Abschnitten werden „das Vorkommen der gefärbten Zellensäfte“, „ungefärbte Kügelchen“ (Stärke usw.) „gefärbte Körner“ (Chlorophyllkörper) „der Nukleus im Safte der Zellen“ usw. besprochen. Dieser schleimige „Zellsaft“ MEYENS und früherer Autoren wurde erst im folgenden Dezennium Gegenstand näherer Untersuchung seitens MOHLS und NÄGELIS. NÄGELI wies nach (1842—1846), daß der Zellinhalt nicht bloß aus Schleim besteht, wie noch SCHLEIDEN 1838 behauptet hatte, sondern daß dessen äußere Schicht aus einer stickstoffhaltigen Substanz besteht. MOHL nannte diese Substanz Protoplasma¹⁾ (1844, S. 73) und unterschied darin die Vakuolen bzw. den Zellsaftraum; nur das Protoplasma zeigt die schon von CORTI 1774 entdeckte und nachher namentlich von TREVIRANUS (1841, S. 73) unter dem unrichtigen Namen „Zellsaftbewegung“ beschriebene Strömung. MOHL charakterisiert das Protoplasma als eine trübe, zähe, mit Körnchen gemengte Flüssigkeit, die sich nicht mit dem wässerigen Zellsaft mischt, sondern sich zu ihm „wie eine schäumende Flüssigkeit zu Luft“ verhält

¹⁾ Schon PURKINJE hatte 1840 mit diesem Namen die formative Substanz des Tierembryos belegt.

(1851, S. 200, 202). Die der Zellwandung anliegende Schicht faßt MOHL als eine feste oder festweiche Haut auf und diesem Primordialschlauch, wie er ihn nannte (1844)¹⁾, der beim Altern der Zelle zumal verschwindet, soll eine wichtige Aufgabe bei der Zellteilung zukommen. Die Teilung in den *Cladophora*-Fäden beginnt nach ihm mit einer Einschnürung des Primordialschlauches, worauf sich Zellulosemembranen auf seiner äußeren Seite absetzen sollen und als eine Durchschnürung des Primordialschlauches faßte er 1851 auch, wie erwähnt, die Teilung der Zellen höherer Pflanzen auf.

NÄGELI, der zwar (1844) die Hautschicht bei Algen gesehen hatte, sie jedoch nicht als eine Membran sondern als eine Schleimschicht auf faßte, konnte ihr selbstverständlich, dieser Auffassung gemäß, keine entscheidende Rolle bei der Teilung zuerkennen, sondern nahm eine durchgehende Sonderung des Plasmahaltes in zwei Hälften (hervorgegangen aus der Auflösung des Kerns und der Entstehung zweier Tochterkerne) und eine simultane Wandbildung rings um dieselben an. Die neue Wand befand sich hierbei natürlich größtenteils in Kontakt mit der Mutterzellwand — aus welchem Grund er die Teilung „wandständig“ nannte — und die neue Scheidewand stellte ihre gegeneinander gedrückten freien Flächen vor. Dieser Auffassung schloß sich auch HOFMEISTER an, suchte aber insofern die Mitte zwischen NÄGELI und MOHL einzuhalten, als er zugleich an den Primordialschlauch glaubt. Dieser soll nach dem Entstehen der Tochterkerne in zwei Hälften zerfallen, deren jede einen Kern einschließt. Indem dann die Oberflächen der beiden Primordialschläuche in ihrem ganzen Umfang Zellstoff aussondern, bildet sich, da wo sie einander berühren, eine die Mutterzelle in zwei Tochterzellen teilende Scheidewand (1849, S. 1, 61). HOFMEISTER hält so zähe an dieser vorgefaßten Meinung fest, daß er lieber die Richtigkeit seiner eigenen Beobachtung der succedan von der Zellmitte fortschreitenden Teilung von *Hibiscus*- und *Tradescantia*-Haaren bezweifelt (a. a. O., S. 7).

Die gesamte von MOHL, NÄGELI und HOFMEISTER gefaßte Vorstellung über die Zellteilung ist dem Boden der SCHLEIDEN-SCHWANNschen Theorie entsprossen, und wenn sie sich bei immer tieferer Beobachtung soweit darüber erhoben hat und den ersten Grund moderner Vorstellungen bildet, so ist doch der Einfluß namentlich SCHWANNs unverkennbar. Dieser Forscher hatte im allgemeinen Teil seiner berühmten und für die Zellentheorie so außerordentlich bedeutungsvollen „Mikroskopischen Untersuchungen“ die Zellbildung äußerlich mit einer Kristallisation verglichen: Die Zelle hat eine ausgesprochene Schichtung; zuerst entsteht das Kernkörperchen, dann lagert sich um ihn die Kernsubstanz, dann um den Kern die Zellschicht. Die einzelnen, durch Apposition gebildeten Schichten sollen weiterhin durch Intussusception wachsen, und das Auskristallisieren der Zelle beruht überhaupt auf der anziehenden, formenden und assimilierenden Tätigkeit ihrer Teile.

Diesen Gedankengang finden wir nun offenbar in den oben geschilderten Vorstellungen von NÄGELI und HOFMEISTER wieder und es ist überhaupt nicht verwunderlich, daß MOHL bei seinen ersten Be-

¹⁾ MOHL scheidet anfangs nicht streng zwischen Protoplasma und Primordialschlauch, sondern hält letzteres für identisch mit dem, was wir jetzt Wandplasma nennen.

obachtungen über die Teilung der phanerogamen Zellen keinen bemerkenswerten Unterschied zwischen denselben und der SCHLEIDENSchen Theorie entdeckte (1844, S. 291). Und auch seitdem NÄGELI die Unzulänglichkeit von SCHLEIDENS Darstellung der Uhrglaszelle usw. bewiesen hatte, blieben er und seine Zeitgenossen doch unbewußt auf dem Boden von SCHWANNs Schichtungstheorie stehen. Diese Denkweise hat bis auf den heutigen Tag kräftig gewuchert. Wir begegnen ihr in den umfangreichen Erörterungen NÄGELIS über den Bau der Stärkekörner und der Zellhäute, in BERTHOLDS „Protoplasmamechanik“, BÜTSCHLIS Wabenstrukturtheorie und verschiedenen neuen Versuchen über die Zellteilungsmechanik: Diese ganze Richtung wird durch die übertriebene Beachtung der physikalischen Seite des Zellenproblems und durch das hiermit zusammenhängende Bestreben nach mechanischer Erklärung der zellulären Erscheinungen charakterisiert.

Die Geburt der Zellentheorie fällt mit dem Durchbruch der mechanisch-materialistischen Betrachtungsweise zusammen, die der OKEN-HEGELSchen Naturphilosophie ein Ende machte und sich später durch DARWINs Hervortreten zur herrschenden Naturansicht erhob. SCHWANN stellte ein gemeinsames Entwicklungsprinzip für die verschiedensten Elementarteile des Organismus auf, indem er nachwies, daß sie alle durch denselben Prozeß, der Zellenbildung, entstehen. Diesen Prozeß versuchte er, wie erwähnt, physikalisch verständlich zu machen und seine Zellentheorie erweiterte sich daher zu einer kausalen Theorie des Lebens. Da SCHWANNs Darstellung viel klarer und besser durchgedacht ist als die SCHLEIDENS, so dürfte ersterer auch auf dem botanischen Gebiet anregend gewirkt haben. Diese Richtung in der Biologie gipfelt in NÄGELIS „Physiologisch-mechanischer Theorie der Abstammungslehre“ mit ihren vielen Abergern bis in die neueste Zeit, von der wir weiter unten zu handeln haben.

SCHLEIDENS Ansicht der Zellbildung sank durch die Arbeiten von MOHL, NÄGELI, UNGER, HOFMEISTER, AL. BRAUN u. a. von ihrer anspruchsvollen Stellung als allgemeingültige Theorie in wenigen Jahren auf den Rang einer Ausnahmeerscheinung herab. Nur im Embryosack glaubte man noch freie Zellbildung (diese Benennung stammt von NÄGELI) annehmen zu müssen. Sie wurde hier von NÄGELI (1846, S. 34), SCHACHT (1852, S. 50) und namentlich HOFMEISTER (1849, S. 11; 1867, S. 113) geschildert. Letzterer nimmt freie Zellbildung bei folgenden Entwicklungsvorgängen an: „Bildung der Keimbläschen (und Gegenfüßlerinnen der Keimbläschen, insofern solche vorkommen) der Phanerogamen, Gymnospermen, Gefäßkryptogamen und Muscineen; die Zellbildung im Embryosacke, welche bei vielen Phanerogamen zur Entstehung des Endosperms, bei den Gymnospermen zu der des Eiweißkörpers, und diejenige, welche in den Makrosporen von Lycopodiaceen zur Anlegung des Gewebes des Prothalliums führt; endlich die Entwicklung der Sporen der Flechten und der Ascomyceten, derjenigen Pilze, welche gleich den Flechten ihre Fortpflanzungszellen frei in den Mutterzellen (Schläuchen, Ascis) bilden“. Im übrigen soll Fortpflanzung der Zellen durch Teilung stattfinden. Die freie Zellbildung im Embryosackwandbeleg wird folgendermaßen geschildert. Zuerst entstehen freie Kerne, zunächst ohne Kernkörperchen, die erst später auftreten. Um jeden Kern häuft sich darauf ein Ballen dichteren Protoplasmas an;

dieses Plasma nimmt an der Peripherie die Beschaffenheit einer Hautschicht an und stellt so eine Primordialzelle dar. Die einzelnen im Wandbeleg gleichförmig verteilten Zellen schwellen an und werden durch gegenseitigen Druck polygonal.

DIPPEL konnte diese freie Zellbildung im Embryosack nicht sicher beobachten, sie wurde aber von neuem von STRASBURGER geschildert in den beiden ersten Auflagen seines Buches über „Zellbildung und Zellteilung“ (1875, 1876). Erst im Jahre 1879 (Botan. Ztg.) und in der dritten Auflage vom Jahr 1880 zeigte er, daß es eine freie Entstehung von Zellkernen im Embryosackwandbeleg gar nicht gibt, sondern daß alle die im Wandbeleg zerstreuten Kerne durch Teilung aus dem Embryosackkern entstehen. Die früheren Angaben beruhen, wie STRASBURGER nachwies, auf pathologischen Erscheinungen (Aufspaltung der Kerne im Wasser) und auf Verwechslung von Kern mit Kernkörperchen. Hiermit war die von SCHLEIDEN ausgegangene Theorie der freien Zellbildung endgültig aus der Welt geschafft, denn die übrigen zweifelhaften Fälle wurden teils von STRASBURGER und seinen Nachfolgern aufgeklärt, teils trat die Zellenlehre um 1880—1882 in eine Epoche ein, wo die Kernteilung zum Mittelpunkt des Interesses wurde. Der Begriff „freie Zellbildung“ wurde umgestaltet und bezeichnete nunmehr eine besondere Form der Aufteilung einer Protoplasmanasse in einzelne Zellen, ohne Rücksicht auf die Kernfrage.

Allein auch HOFMEISTER verstand unter freie Zellbildung keine generatio spontanea von Kernen und Zellen in SCHLEIDENS Sinn, sondern „die Bildung von Tochterzellen aus einem Teile des protoplasmatischen Inhalts der fortlebenden Mutterzelle“. Seit AL. BRAUN (1851) war man gewohnt, eine ganze Anzahl verschiedener Bildungs- und Verjüngungsvorgänge von Zellen zu unterscheiden¹⁾, und die freie Zellbildung wurde nur als ein wenig verbreiteter Typus betrachtet. Das Wesentliche der beiden Haupttypen bleibt für HOFMEISTER die Kontraktion (Zusammenballung) des Plasmas um den Kern und seine Individualisierung zu einem von einem Primordialschlauch umschlossenen Ganzen. Der Vorgang zerfällt in verschiedene Typen, je nachdem die Individualisierung gleichzeitig oder successive erfolgt, die neuen Zellen die Mutterzelle völlig ausfüllen oder einen Teil des Mutterplasmas intakt lassen usw. Was den Kern anbetrifft, so wurde er seit NÄGELI als regelmäßig vorkommendes Organ betrachtet und seit SCHLEIDEN hatte man sich gewöhnt, in ihm das Bildungszentrum der neuen Zelle zu sehen. Eine regelrechte Teilung des Kerns hatte aber kein Mensch beobachtet und wo man ausnahmsweise eine solche zu sehen glaubte, wie bei der Sporenbildung von *Anthoceros* oder der Bildung von Spaltöffnungszellen (MOHL, 1845, S. 258), wurde sie — wie später auch von den Zoologen²⁾ — fälschlich als echte Teilung, d. h. Durchschnürung

¹⁾ In seinem Lehrbuch (1868, S. 8) unterscheidet SACHS folgende drei Haupttypen der Zellenentstehung: 1. Die Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle, d. h. die Bildung einer neuen Zelle aus dem gesamten Protoplasma einer schon vorhandenen Zelle, 2. die Konjugation oder Verschmelzung von zwei (oder) mehr Protoplastkörpern zur Bildung einer Zelle, 3. die Vermehrung einer Zelle durch Erzeugung von zwei oder mehr Protoplastkörpern aus einem. Letzterer Typus zerfällt in a) freie Zellbildung (wo zur Bildung der neuen Zellen nur ein Teil des Protoplasmas der Mutterzellen verwendet wird) und b) Teilung (wo die Gesamtmasse des Protoplasmas in die Tochterzellen übergeht).

²⁾ Siehe REMAK, 1850—1855, S. 174 f.; VIRCHOW, 1855 b S. 276, 357.

gedeutet. Man hatte vielmehr in der Regel eine Auflösung des alten Kerns (primären Kerns nach HOFMEISTER) und die Neubildung von ebenso vielen sekundären Kernen beobachtet, als sich darauf in der Mutterzelle Abteilungen bilden¹⁾. Hieraus wurde gefolgert, „daß den Zellkernen die Fähigkeit individueller Fortpflanzung überhaupt nicht zukommt“²⁾.

Es leuchtet ein, daß man von einem solchen Standpunkt aus keinen prinzipiellen Unterschied zwischen der freien Kernbildung im Embryosackwandbelag und der Kernbildung in gewöhnlichen Meristemzellen erblickte. Der Kern wurde einfach als ein wichtiger Inhaltskörper betrachtet, der durch einen Entmischungsvorgang, eine Trennung der eiweißreichsten Teile des Protoplasmas von dessen übriger Substanz entsteht (HOFMEISTER, 1867, S. 80). Er wurde nicht unbedingt als Bildungszentrum definiert. Die vorher erwähnte Auffassung von MOHL, NÄGELI und HOFMEISTER über die Zellhautbildung zeigt, daß man den Primordialschlauch oder wenigstens das Protoplasma als das eigentlich Individuelle und sich durch Teilung Fortpflanzende ansah³⁾. Auf tierischem Gebiet hatte ja VIRCHOW im Jahre 1855 (a. a. O., S. 23) den berühmten Satz „*omnis cellula e cellula*“ aufgestellt, und von seiner Richtigkeit waren wohl auch die Botaniker überzeugt, obwohl die Variation der Zellenbildung, wie aus dem in Anm. 1, S. 42 zitierten Worten SACHS' hervorgeht, die Aufmerksamkeit von dem Einheitszug ablenkte. Ein Nebeneinanderstellen von so verschiedenartigen Vorgängen, wie Konjugation und Zellteilung als Typen der Zellbildung, war überhaupt nur zu einer Zeit denkbar, als man sehr wenig über das Verhalten und die Bedeutung des Zellkerns wußte.

2. Kernteilung. Chromosomen⁴⁾

Die Begründer der Zellteilungslehre, MOHL und NÄGELI, hatten die an sich richtige Beobachtung gemacht, daß der Kern bei der Teilung aufgelöst wird und daß vor der Bildung der Tochterzellen neue Kerne wieder auftauchen. UNGER nahm einen insofern abweichenden Standpunkt ein, als er die Bildung der Tochterkerne in ein viel späteres Stadium verlegte (nach Abschluß der Teilung) und überhaupt die Bedeutung des Kerns mit Zweifel betrachtete. In seiner Reaktion gegen SCHLEIDEN ging er zu weit und war geneigt, die Wandbildung selbst als das Aktive oder Wesentliche zu betrachten.

Was zwischen der Auflösung des primären Kerns und dem Auftreten der sekundären Kerne aus der Kernsubstanz wird, wußte man nicht. NÄGELI beschrieb die Neubildung der Kerne im Anklang an SCHLEIDEN als eine Kondensation von Plasma um ein zuerst auftretendes Kernkörperchen. Seine Auffassung bezeichnet aber insofern

¹⁾ Siehe MOHL, 1851, S. 212.

²⁾ HOFMEISTER, 1867, S. 83.

³⁾ Auch SCHACHT (1852, S. 36 f., 47, 56 f.) nimmt eine individuelle Fortpflanzung des Primordialschlauchs durch Teilung an. Nur bei der freien Zellbildung soll sie neu entstehen und zwar — wie SCHACHT glaubt (S. 50) — in der nächsten Umgebung des Kerns.

⁴⁾ Vgl. hierzu E. STRASBURGER (1907).

einen Fortschritt, als er die Bläschnatur des Kerns erkannte und ihn mit einer Membran ausrüstete. Erst HOFMEISTER gab eine nach den gegebenen Verhältnissen richtige Darstellung der Kernbildung. Als übereinstimmendes Resultat ausgedehnter Beobachtungen fand er, daß der Zellkern bei seiner Entstehung ausnahmslos einen sphärischen Tropfen schleimiger Flüssigkeit darstellt, der sich mit einer zarten Membran bekleidet, ohne daß zu diesem Vorgange die Anwesenheit eines Kernkörperchens inmitten des Schleimtropfens erforderlich wäre (1849, S. 62). In den Haaren der Blumenblätter von *Hibiscus Trionum* und der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* bleibt nach Auflösung der Membran des primären Kerns sein Inhalt zusammengeballt im Mittelpunkt der Zelle. Die länglich-runde, von einer Membran nicht bekleidete Schleimmasse, teilt sich in zwei kugelige Ballen; jeder derselben bekleidet sich mit

einer Membran und so werden zwei Tochterkerne gebildet (HOFMEISTER a. a. O., S. 8). In seiner „Pflanzenzelle“, wo HOFMEISTER diese Schilderung wiederholt, beschreibt er auch Dinge, die offenbar den Chromosomen entsprechen: der aufgelöste Kern läßt zahlreiche, kleine unregelmäßige lichtbrechende Klumpen erscheinen, die häufig in einer Äquatorialplatte angeordnet sind; als nächste Entwicklungsstufe folgt die Bildung der Tochterkerne.

Die Karyokinese war also von HOFMEISTER in ihren größten Umrissen geschildert. Bei angestrenzter Beobachtung hätte man sicher damals beträchtlich mehr auch an dem lebenden Material von dem sehen können, was

erst später an fixierten und gefärbten Schnitten entdeckt wurde. Aber es gilt wohl hier dasselbe, was SACHS (1875, S. 37) über die anatomischen Strukturen bemerkt hat, daß die Kunst des Sehens erst gelernt werden muß und daß sich hierzu namentlich eine Behandlung des Objekts eignet, die die Aufmerksamkeit auf ihn lenkt.

Wegen der Körnelung des Protoplasmas usw. bedurfte man dünner Schnitte, was es wieder notwendig machte, das Material zu fixieren. Aber die Fixierung hat vor allem den Zweck, den im Leben häufig zu geringen Unterschied im Lichtbrechungsvermögen zwischen Kernsubstanz und Protoplasma zu vergrößern und durch Konsistenzänderung die Tinktionsempfänglichkeit zu erhöhen. Jod war nebst Salpetersäure und Alkohol seit den dreißiger Jahren ein beliebtes Reagens und MOHL u. a. bedienten sich desselben bei dem Nachweis des Primordialschlauches und des Kerns. Zumeist schien man sich aber an die an sich richtige Vorstellung zu halten, daß Plasma und Kernbildung am besten am lebenden Material untersucht werden. Erst STRASBURGER führte konsequent die Benutzung fixierten Materials ein. Es wurde anfangs nur mit Alkohol behandelt, später, im Anschluß an die Methodik der Zoologen, in verschiedenen Flüssigkeiten fixiert.

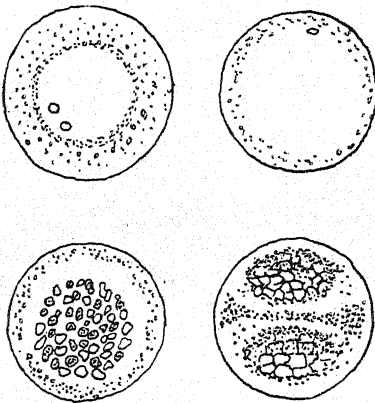


Fig. 12. Kernteilung im Pollenkorn von *Lilium* nach lebendem Material.
Nach HOFMEISTER 1867.

Im Jahre 1873 erschien auf zoologischem Gebiet eine Arbeit von A. SCHNEIDER, in der zum ersten Mal die Karyokinese geschildert wurde. In dem Stadium, wo HOFMEISTER bei seinen botanischen Objekten nur einen hellen Fleck als Rest des angeblich aufgelösten Kernes sah, entdeckte SCHNEIDER auf Essigsäurezusatz einen Haufen feiner, lockig gekrümmter Fäden, die sich dann in die Äquatorialebene ordnen, ihre Anzahl vermehren, an verschiedene Seiten gehen und endlich zu Tochterkernen zusammentreten. Obwohl SCHNEIDERS Arbeit ziemlich unbeachtet blieb¹⁾, war jedoch die Aufmerksamkeit einer Anzahl Forscher um diese Zeit oder in den darauf folgenden Jahren auf Kernfragen gerichtet (BÜTSCHLI, FLEMMING, STRASBURGER) und man kam daher bald betreffs der bisher rätselhaften Pseudoauflösung des Kernes zu folgendem Schluß: „er besteht nicht in der Form fort und teilt sich nicht direkt, geht aber auch nicht unter“. Damit waren zwar nicht HOFMEISTERS Zweifel an einer individuellen Fortpflanzung des Kernes völlig erledigt, es war aber ein großer Schritt vorwärts getan.

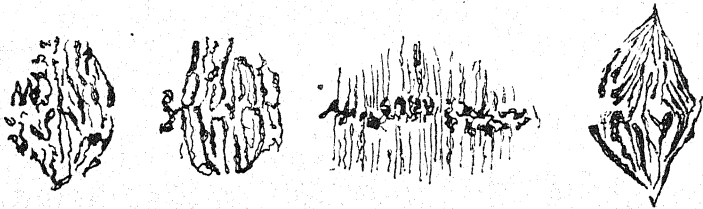


Fig. 13. Kernteilungsfiguren im Embryosackwandbeleg von *Lilium Martagon*. Alkoholfixierung. Vergr. 540. Nach STRASBURGER 1880.

Von 1875 ab entwickelte sich auf dem bisher fast unbetretenen Gebiet der Biologie eine rege Tätigkeit. Ins genannte Jahr fällt das Erscheinen von STRASBURGERS Buch über „Zellbildung und Zellteilung“, dem bald weitere Auflagen folgten. STRASBURGER wies das Vorkommen der indirekten Kernteilung fast im ganzen Pflanzenreich nach. Die Strukturmetamorphose des Kernes wurde ziemlich mangelhaft wiedergegeben, da STRASBURGER sich fast ausschließlich der Alkoholfixierung bediente. Als Ergebnis seiner Untersuchungen stellte sich heraus, daß die Kerne bei ihrer Teilung nicht aufgelöst werden, sich vielmehr strecken und spindelförmige Gestalt annehmen; daß sie alsdann längsfaserigen Bau zeigen und im Äquator eine dichtere, aus Stäbchen oder Körnern bestehende Platte aufweisen, die den Namen „Kernplatte“ erhielt; die Kernplatte sollte sich dann spalten und die Hälften auseinanderweichen²⁾.

Die Unterscheidung von Chromosomen und Spindelfasern geschah durch FLEMMING (1880) und in der dritten Auflage seines Zellenbuches beschrieb auch STRASBURGER diese Dinge unter dem Namen „Verbindungsfasern“. Die färbbare Substanz des Kernes wurde von FLEMMING (1879) mit dem Namen „Chromatin“ belegt; die Kernschleifen wurden erst 1888 von WALDEYER „Chromosomen“ getauft (rationeller wäre wohl die Adoptierung des Terminus „Karyosomen“ von PLATNER 1886 gewesen).

¹⁾ Siehe FLEMMING, 1882, S. 390 (Historik der Kernteilung).

²⁾ STRASBURGER, 1875, S. 211.

Gegen diese auf eine ziemlich artifizielle Eigenschaft (Färbbarkeit nach Fixierung)¹⁾ bezogenen Benennungen ist wohl an sich nichts einzuwenden, da man ja ein neues Ding irgendwie benennen muß, fraglich erscheint es aber, ob man gegenwärtig, wo sich unsere Kenntnisse von dem morphologischen Verhalten der Kernsubstanzen ziemlich erweitert haben, nicht auf wesentlichere Eigenschaften begründete Benennungen ersonnen hätte. In der Folgezeit, wo man sich immer mehr für die früheren Stadien der Kernteilung, für die Bildung und Auflösung der Chromosomen, sowie für die Struktur des Ruhekerns interessierte, zeigte es sich, daß die FLEMMING-WALDEYERSche Nomenklatur von vornherein ein nebliges Element in die Diskussion brachte. Die lebhaften Kontroversen, in die man sich über das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein auch einer „achromatischen“ Substanz im Kern verwickelte²⁾, gehören nicht eben zu den heitersten in der Literatur, da die ganze Frage sehr wenig Bedeutung für den Fortschritt der Zytologie gehabt hat.

So reinliche und prägnante Bilder der Kernteilungsphasen, wie sie auf zoologischem Gebiet FLEMMING in seinen wichtigen „Beiträgen zur Kenntnis der Zelle“ (1879, 1880) publizierte, bekam man im Pflanzenreich erst dann zu sehen, als die zoologischen Fixierungs-, Färbungs- und Schnittmethoden Eingang gefunden hatten. Da diese umfangreiche Methodik gelernt werden mußte und es besonderer technischer Voraussetzungen bedurfte, um sich hierin zur Meisterschaft zu erheben, entstanden Schulen um die hervorragendsten Vertreter der neuen Wissenschaft, was nicht in geringem Grade dazu beigetragen hat, Ansichten und Lehrmeinungen, richtige wie unrichtige, weiterzuführen und aufrecht zu erhalten. In Bonn wurden die zoologischen Fixierungs- und Färbungsmethoden durch SCHMITZ (1880) eingeführt. Er bediente sich derselben für das Studium des Cytoplasmas und des Kerns. Bald eignete sich auch STRASBURGER die neue Methodik an.

Die mit der verbesserten Methodik erzielten Erfolge teilte STRASBURGER 1882 mit. Ihm folgten HEUSER 1884, der neben GUIGNARD (1884) die Längsspaltung der Chromosomen beobachtete und auf zoologischer Seite VAN BENEDEN (1883). HEUSERS wichtiger Beobachtung, durch die bewiesen war, daß bei der Kernteilung eine minutiöse Zweiteilung und ein Ausportionieren gleicher Anteile von Kernsubstanz auf die Tochterkerne stattfindet, folgte im Jahre 1885 eine Arbeit von RABL, in welcher auf Grund von Zählungen in Salamanderepithelzellen behauptet wird, daß „für jede Zellenart ein ganz bestimmtes Zahlengesetz existiert“. Das „Gesetz der Zahlenkonstanz der Chromosomen“ wurde dann namentlich von BOVERI (1887, 1888) weiter ausgebaut und es hat sich, obwohl mit der Zeit Ausnahmen bekannt wurden, im großen und ganzen behauptet³⁾. Seine Bedeutung wurde weiter erhöht durch die von FLEMMING 1887 entdeckte Reduktion der Chromosomenzahl bei der Bildung der Geschlechtszellen.

Wenige Errungenschaften der allgemeinen Biologie haben wohl so tief in die Denkweise eingegriffen und die Forschung auf bestimmte

¹⁾ FLEMMING schien allerdings zu glauben, daß die Färbbarkeit chemisch bedingt sei. Vgl. hierüber H. LUNDEGÄRDH, 1912, S. 264.

²⁾ Siehe LUNDEGÄRDH a. a. O., S. 266 f.

³⁾ Siehe TISCHLER, 1915, S. 164.

Bahnen gelenkt wie die Aufklärung der typischen und heterotypischen Kernteilung. Die subtile Mechanik der Kernhalbierung schien zu beweisen, welch eine große Bedeutung der Kern für das Zellenleben hat. Der Gedanke, daß im Kern die feinsten Qualitäten des Zellenlebens enthalten wären, war nicht neu. Schon E. HAECKEL (1866, S. 287 f.) hatte behauptet, daß der Kern die Übermittlung der erblichen Merkmale besorgt; während das Plasma die Aufgabe habe, für Akkommodation oder Adaption an die äußere Welt zu sorgen. Diese damals als bloße Vermutung hingeworfene Hypothese bekam erst durch VAN BENEDENS und HEUSERS Entdeckung der Chromosomenspaltung eine tatsächliche Unterlage; sie wurde auch gleich nachher, in den Jahren 1884—1885, von mehreren Forschern gleichzeitig vorgeführt (O. HERTWIG, STRASBURGER, KÖLLIKER, WEISMANN). Diese Hypothese von dem Kern als alleinigem Vererbungsträger wurde auch durch die von O. HERTWIG (1875), E. VAN BENEDEN (1883) und STRASBURGER (1884, S. 62) festgestellte Natur des Befruchtungsvorganges gestützt¹⁾: Die männliche Zelle bringt sehr wenig Plasma mit und als das Wesentliche bei der Befruchtung erwies sich das Verschmelzen des Eikerns mit dem aus gleich vielen Chromosomen aufgebauten Spermakern. Noch eine Stütze bekam die HERTWIG-STRASBURGERsche Hypothese später durch die auffallende Übereinstimmung, die das Verhalten der Chromosomen mit den Regeln für Bastardbildung zeigte. Für die Wichtigkeit des Kerns sprachen auch die chemischen Befunde MIESCHERS (1871) und späterer Forscher über die Nukleoproteide als die am höchsten komplizierten organischen Stoffe. Die Einwände, die man gegen die Hypothese von den Chromosomen als Vererbungsträger gemacht hat, beziehen sich hauptsächlich darauf, daß man dem Plasma jede Bedeutung in dieser Hinsicht absprach, wozu die vorliegenden Tatsachen nicht berechtigen. Überhaupt ist zu bedauern, daß die ganze Frage, die zu den wichtigsten, aber freilich schwierigsten, gehört, vielfach nur als Struktursache und nicht wirklich physiologisch behandelt wurde.

Das RABL-BOVERISCHE Zahlengesetz bildete den Grund der von BOVERI 1887 aufgestellten Hypothese von der „Individualität der Chromosomen“; eine Hypothese, die namentlich in den Befunden über konstante Größen- oder Formverschiedenheiten der Chromosomen, sowie in der Tatsache, daß die Chromosomen schon im Spiremstadium, ja sogar im Ruhezustand des Kerns als „Prochromosomen“ (ROSENBERG, J. B. OVERTON) als getrennte Karyotinansammlungen auftreten, weitere Stützen fand. BOVERIS echt morphologische Vorstellung, daß die Chromosomen selbständigen Organismen vergleichbar wären, wurde in der Folgezeit von verschiedenen Forschern verwertet, um die prophasischen und telophasischen Vorgänge als Zusammenziehung bzw. Auflockerung der Chromosomensubstanz etwa nach Art eines Schwammes zu deuten. Die Theorie der Chromosomenindividualität bildete ein willkommenes Argument für den Kern als Vererbungsträger, allein man begnügte sich auf vielen Seiten nicht mit den schon erreichten theoretischen Ausblicken, sondern wollte die vererbbaaren Merkmale in sichtbaren Strukturen festlegen und

¹⁾ Die „doppelte Befruchtung“ (Verschmelzung nicht nur des einen Pollenkerns mit dem Eikern, sondern auch des anderen mit dem Embryosackkern) bei höheren Pflanzen wurde erst 1898 von S. NAWASCHIN entdeckt.

so entstanden die ziemlich inhaltsleeren Erörterungen über „Chromomeren“ usw., die auf eine von W. PRITZNER (1880) gemachte Beschreibung eines rosenkranzähnlichen Aufbaues der jungen Chromosomen zurückgingen — Angaben, die von anderen Seiten mit Recht bezweifelt wurden und sich jedenfalls nicht als allgemeingültig herausgestellt haben. Eine sichere Entscheidung über die Funktion der Chromosomen in Hinsicht auf die Vererbung und über die Art ihrer Individualität ist erst aus einer eingehenderen und umfassenderen Zusammenarbeit zwischen Cytologie und experimenteller Vererbungslehre (n. b. nicht ausschließlich „Mendelismus“!) als man sie bisher geleistet hat, zu erhoffen; ferner dürfte wohl durch eine experimentelle Cytologie (d. h. Untersuchung des Verhaltens der Chromosomen unter verschiedenen physiologischen Bedingungen und die eventuellen Wirkungen auf die Nachkommen) manches zu erreichen sein. Durch die Theorien von dem Kern als Vererbungsträger und von der Chromosomenindividualität wurde eine lebhafte Kontroverse über direkte und indirekte Kernteilung angeregt¹⁾. Dieselbe wurde zugunsten der Meinung geschlichtet, daß Amitose nur in Zellen vorkommt, die keine weitere Rolle für die Entwicklung und Fortpflanzung spielen. Allerdings ist noch unausgemacht, ob amitotisch geteilte Kerne in Hinsicht auf die Vererbung vollwertig sind. Hierüber können nur Regenerationsexperimente entscheiden.

3. Das Cytoplasma

Nachdem MOHL (1846) das Protoplasma als eine zähflüssige, häufig in Strömung begriffene, von dem eingeschlossenen Zellsaft scharf geschiedene Substanz erkannt hatte, wurde sein weiteres morphologisches und physiologisches Verhalten bald von mehreren Forschern studiert. Außer für die Strömung interessierte man sich anfangs vornehmlich für die Schichtung des Plasmas, wohl hierzu angeregt durch den von MOHL (1844) aufgestellten Begriff Primordialschlauch, mit welchem dieser Forscher ursprünglich den sich bei der Einwirkung wasserentziehender Mittel kontrahierenden Plasmasack, später aber eine „sehr dünne feinkörnige Membran“, die das übrige Plasma wie eine „innere Zelle“ umgeben sollte, meinte. Den Namen „Primordialschlauch“ schlug MOHL (1851, S. 212) deshalb vor, weil nach seiner Meinung der peripheren Plasmaschicht eine besondere Bedeutung bei der Teilung zukommt und weil sie überhaupt die erste die neue Zelle umgebende Membran darstellt, die später an ihrer Außenfläche eine Celluloseschicht absondert. Im Anschluß an diese Vorstellung nannte COHN jede nackte, sich später mit einer Zellmembran bekleidende Protoplasmanasse eine Primordialzelle²⁾.

MOHLs Primordialschlauch war, wie man einsieht, als ein mit besonderen Funktionen ausgerüstetes Organ des Plasmas gedacht, das sich zumeist durch Teilung fortpflanzen sollte (siehe S. 40). Da der Begriff

¹⁾ Siehe die Literaturangaben bei STRASBURGER a. a. O., 1907, S. 85 f.

²⁾ Noch HANSTEIN (1880, S. 8) verwendet den Primordialschlauchbegriff in diesem Sinn.

³⁾ Siehe HOFMEISTER, 1867, S. 70.

folglich einen mehr hypothetischen als tatsächlichen Inhalt besaß, konnte er nicht, wenigstens nicht in ursprünglicher Bedeutung aufrecht erhalten werden. PRINGSHEIM (1854, S. 8) schlug statt dessen vor, die äußere Plasmaschicht, deren hyaline Natur er erkannte, unter dem Namen Hautschicht von dem inneren Körnerplasma zu trennen und die von ihm eingeführten Benennungen haben sich bis auf den heutigen Tag erhalten; obwohl die Struktur nicht immer oder gar in der Regel gekörnelt ist (s. Abschn. II). Die Hautschicht hat eine schleimig-klebrige, zähflüssige Konsistenz, erst um plasmolysierte Plasmamassen kann sie zu einer Membran erstarren (a. a. O., S. 14). PRINGSHEIM vertritt in seiner Abhandlung übrigens ziemlich verkehrte Meinungen, wie z. B. daß der zentrale Kern im Zellsaft liege usw., auch soll, ähnlich wie beim Primordialschlauch MOHLS, die Hautschicht durch Teilung vermehrt werden. Einen späten Ableger der Vorstellung von einer Individualität der Hautschicht bildet DE VRIES' Hypothese, daß die Vakuolenhaut („Tonoplast“) sich nur durch Teilung vermehre.

Diese Hypothese, wie MOHLS Primordialschlauchtheorie, entsprang unrichtig aufgefaßten und generalisierten Beobachtungen. Eine vorurteilsfreiere Auffassung der Hautschicht wäre wohl schon zu MOHLS und PRINGSHEIMS Zeiten durchgedrungen, wenn man die allgemeine physikalische Natur des Plasmas beachtet hätte. Schon 1846 wies nämlich HAGEN nach, daß Tropfen flüssiger Materie an ihrer Oberfläche größere Dichtigkeit besitzen. HOFMEISTER, der einen offenen Sinn für die physikalischen Bedingungen der plasmatischen Gestaltungen hatte, bezieht sich auf diesen Befund, um die Entstehung der Hautschicht zu erklären. In neuerer Zeit haben namentlich PFEFFER¹⁾ Untersuchungen zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolenhaut beigetragen und er suchte hierbei die morphologischen und physikalischen Tatsachen miteinander zu verbinden. Schon 1877 hatte PFEFFER die Bedeutung der Hautschicht für die osmotischen Vorgänge erkannt. Direkte Versuche über die Permeabilität stellte erst DE VRIES (1880) an und in neuerer Zeit hat sich E. OVERTON und viele andere Forscher bemüht, aus der Kenntnis der Permeabilität eine Vorstellung von der chemischen Zusammensetzung der Hautschicht zu gewinnen.

Auf Grund der von CORTI, TREVIRANUS u. a. entdeckten und dann namentlich an Myxomyceten (DE BARY, 1859) genau studierten Beweglichkeit des Protoplasmas war man schon von Anfang an von seiner wenigstens halbflüssigen Konsistenz überzeugt und die später von FROMANN, SCHMITZ (1880) u. a. lancierten Theorien einer Gerüststruktur des Körnerplasmas haben deshalb in der Botanik keinen eigentlichen Eingang gefunden. Statt dessen bemühen sich namhafte Forscher, z. B. HOFMEISTER (1867), aber vor allem BERTHOLD (1886), die Gestaltungs- und z. T. auch die Strukturerscheinungen des Protoplasmas von seinem Charakter als Flüssigkeit aus zu begreifen. Später wurde diese Auffassung durch die von BÜTSCHLI aufgestellte Wabentheorie ergänzt, durch welche die Flüssigkeitstheorie eine willkommene Handhabe zur Erklärung eigentümlicher Formverhältnisse erhielt.

Die Strukturtheorien haben niemals rechte Aktualität in der Botanik bekommen. Betreffs der eigentümlichen Formbarkeit des Plasmas

¹⁾ Siehe Abschn. II.

wies man entweder auf sein spontanes Bewegungsvermögen (HOFMEISTER) hin oder auf seine gleichfalls spontane „Kontraktilität“, die sich dem Abrundungsbestreben des flüssigen Zustandes widersetzen sollten. Bei den Pflanzen wird die Gestaltung der Zelle zumeist von der Zellwand besorgt, während das Plasma als amorphe Masse sein Gehäuse bewohnt; meta- oder alloplasmatische Strukturen oder Organellen, den Muskelfäden der tierischen Zellen vergleichbar, kommen nicht vor. Deshalb hat man seinerzeit viel mehr über die Struktur und das Wachstum der Zellhäute als über die Plasmastruktur spekuliert und beobachtet. Vor allem war NÄGELI auf diesem Gebiet tätig, und seine Untersuchungen und Anschauungen übten einen nachhaltigen Einfluß auf die Vorstellungen über den Bau organischer und organisierter Körper überhaupt aus also auch über das Protoplasma, dem auch spätere Forscher, wie HANSTEIN, VELTEN, STRASBURGER u. a., eine Mizellarstruktur zuschrieben.

Ursprünglich war man auf gewissen Seiten geneigt, die mit oder ohne besondere Einschlüsse versehene Grundsubstanz des Protoplasmas als einen chemisch und physikalisch ziemlich einheitlichen Eiweißkörper zu betrachten, was z. B. aus der von HANSTEIN (1880) vorgeschlagenen Benennung „Protoplast“ hervorgeht (erinnert sei auch an E. PFLÜGERS Vorstellung vom Protoplasma als ein Riesenmolekül), anderseits hatten schon SCHWANN und SCHLEIDEN Gewicht auf den intrazellulären Stoffwechsel gelegt und dieser theoretischen Forderung konnte erst durch die Annahme einer chemischen Heterogenität genüge geleistet werden; tatsächlich gelang es auch REINKE und seinen Mitarbeitern (1880—1882) diese Heterogenität auf analytischem Wege zu beweisen und hiermit war der Weg gezeigt für die modernere Auffassung vom Protoplasma als einem sowohl chemisch als physikalisch sehr komplizierten System. Namentlich die Kolloidforschung hat weite Ausblicke auf die plasmatische Organisation ermöglicht.

4. Wachstum. Membranbildung

Über das Wachstum konnte man sich keine befriedigende Vorstellung bilden, ehe die Zellbildung einigermaßen klargestellt war. Die älteren Phytotomen nahmen einfach das Wachstum als eine Elementarfunktion des organischen Lebens an und bekümmerten sich gar nicht um dessen Mechanik, reflektierten sogar nicht über die einfachen physikalischen Vorgänge im wachsenden Gewebekörper, sonst hätten ja nicht die merkwürdigen Theorien über Bildung von Zellen zwischen anderen oder aus Körnchen entstehen können. Im allgemeinen scheint man eine sehr dunkle Vorstellung von einem im Parenchym herrschenden Druck gehegt zu haben, auf Grund von welchem die Zellen gegenseitig abgeplattet wurden und zumeist in die Form eines Rhombendodekaeders übergingen.

Erst SCHLEIDEN führte die modernere Annahme ein, daß die Zellen durch verschiedene Ernährung auf verschiedenen Seiten von der kugeligen abweichende Gestalten annahmen, wie dieser Forscher überhaupt, obwohl noch in recht phantastischer Weise, die Errungenschaften über die Dynamik des Gewebelebens konzipiert hat. SCHLEIDENS Zellenbildungslehre konnte aber, an sich hypothetisch, und da er sich zwecks

der Erklärung des Wachstums der Uhrglaszelle in der Mutterzelle nur durch merkwürdige Hypothesen über Resorption eines Teils des Mutterplasmas usw. zu erklären wußte, keine genauere Theorie des Gewebewachstums anbahnen. Erst durch die auf gewissenhaften Beobachtungen gestützte Lehre von MOHL, NÄGELI und der andern Begründer der Cytologie war es möglich, sich auf die Mechanik des Membranwachstums zu besinnen. MOHL interessierte sich namentlich für das Dickenwachstum der Membran und erkannte ihre vom Protoplasma chemisch abweichende Beschaffenheit; PAYEN (1844) erbrachte sodann den wichtigen Beweis, daß alle Zellhäute ursprünglich aus einem bestimmten Stoff, Cellulose, bestehen, später aber durch Inkrustierung eine chemische Abänderung erfahren. MOHL entzifferte auch die Schichtung der Häute; hierdurch wurde, wie vorher erwähnt, eine einfache und generelle Erklärung der gesamten Wandskulptur erreicht. Zum Verständnis des Flächenwachstums der Zellhaut reichte aber diese „Appositionstheorie“ nicht aus, sondern mußte durch NÄGELIS seit dem Jahr 1858 entwickelte Theorie des Wachstums durch Intussusception ergänzt werden. Diese Theorie, die NÄGELI namentlich an der Hand von Untersuchungen über die Stärkekörner und unter ausgedehnter Benutzung des Polarisationsmikroskopes entwickelte, übte in seiner streng mathematisch-physikalischen Darstellung einen erheblichen Einfluß auf die botanisch-physiologische Denkweise aus, und man erhoffte aus ihr, wie aus der Darstellung in SACHS' Geschichte der Botanik (1875, S. 379) hervorgeht, Aufschlüsse über die schwierigsten Probleme der Biologie, wie der „Molekularstruktur der Organismen“, der Erbllichkeit und Variabilität usw.

Überhaupt bezeichnet NÄGELIS Eingreifen in die theoretische Cytologie ein Überhandnehmen physikalischer Spekulationen über den Ursprung und die Entwicklung des Lebens, das nicht ganz glücklich war. Der großartige Aufschwung der mikroskopischen Forschung machte einen schwindlich im Kopfe und man glaubte alles aus mechanischen Prinzipien erklären zu können. NÄGELIS Spekulationen über den Bau der Vererbungssubstanz (des Idioplasmas) verbanden sich mit DARWINS Pangentheorie zu einer allgemeinen Gedankenrichtung der theoretischen Biologie, die von zahlreichen Forschern der verschiedensten Richtungen, wie WEISMANN, O. HERTWIG, H. DE VRIES, M. VERWORN u. a. weiter verfolgt und ausgebaut wurde und nicht wenig auf die deskriptive Cytologie rückgewirkt hat, wie z. B. aus dem neuen Werke von M. HEIDENHAIN über Plasma und Zelle (1907—1911) zu ersehen ist.

Die Theorie des Intussusceptionswachstums genügte aber nicht, das organische Wachstum restlos zu erklären; namentlich bei den Algen wurden Fälle aufgefunden, die sich in anderer Weise erklären ließen. Auch die Fundamente von NÄGELIS Theorie wurden durch Arbeiten von CORRENS (1892), SCHIMPER (1881), A. MEYER (1895) u. a. erschüttert und seine Anschauungen über Wachstum der Membran und der Stärkekörner wurden modifiziert. Der Streit ist noch nicht geschlichtet. Zu einer allseitigen und tieferen Auffassung des Wachstums hat u. a. PFEFFER durch die Auslegungen des Gegenstandes in seiner Physiologie (1897 bis 1904) sowie durch seine Untersuchungen über Druck- und Arbeitsleistung (1893) beigetragen. Als eine durch die Spekulationen über die unsichtbare Plasmastruktur inspirierte Wachstumstheorie mag WIESNERS (1892)

Behauptung erwähnt werden, daß die Haut aus äußerst kleinen „Dermatosomen“ bestände, die durch Umwandlung aus kleinsten Plasmatheilen, „Plasomen“, entstanden.

Die Verdickungsschichten der Zellmembran hatten, ehe ihre Natur durch eine Reihe von Arbeiten, beginnend mit MOHL und sich bis in die neueste Zeit erstreckend, aufgeklärt wurden, viele merkwürdige Behauptungen veranlaßt. Unter anderem sei hier an die Annahme verschiedener Phytotomen in der ersten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts von einer „Interzellulärsubstanz“ erinnert. Diese Annahme einer gallertartigen Substanz, die die Zwischenräume zwischen den Zellen ausfüllen sollte und durch die die Wände aneinander geklebt oder gekittet wären, entsprang vornehmlich gewisser schon von AGARDH (1832, S. 129) gemachter Beobachtungen an Algen, die dann namentlich von MOHL aufgenommen und in seinen früheren Schriften zu einer Theorie erweitert wurden. MOHL (1836) glaubte z. B., daß die Exine der Pollenkörner z. T. aus erstarrter Interzellulärsubstanz bestände und daß diese Substanz eine allgemein verbreitete Masse, „ein organischer Leim“ sei, in welchen die Zellen eingebettet wären, und die in vielen Fällen der Bildung der Zellen vorausgehe. Später, nachdem MEYEN (1837, I, S. 162, 174) gegen seine Ansicht polemisiert hatte und die Zugehörigkeit der sog. Interzellulärsubstanz zu den angrenzenden Zellwänden nachwies, verließ MOHL mehr und mehr seine Ansicht, zuerst in den „vermischt. Schriften“, dann in der „Vegetab. Zelle“ (1851), wo er den Begriff Interzellulärsubstanz — hierzu zählt er u. a. auch die Cuticula — noch beibehält, aber sie als einen Stoff definiert, „die von den Zellen auf ihrer äußeren Fläche ausgeschieden wird“ (1851, S. 195). Auch SCHLEIDEN faßte die Interzellulärsubstanz als ein Sekret auf. MOHLS Theorie wurde, obwohl sie inzwischen u. a. von UNGER (1847) und namentlich von SCHACHT (1852, S. 76) aufgenommen und ausgebaut worden war, von WIGAND (1850, 1854, S. 67) zurückgewiesen, indem dieser Forscher die sogen. Interzellulärsubstanz mit der primären Zellhaut identifizierte; für eine primäre Hautlamelle nahm er auch folgerecht die Cuticula.

Das zähe Festhalten an der Theorie der Interzellulärsubstanz hat darauf beruht, daß man einen Kitt zwischen den Zellen für nötig hielt, damit sie nicht auseinanderfielen. Aber es ging aus WIGANDS und später aus SANIOS (Bot. Ztg. 1863) Untersuchungen hervor, daß die Adhäsion der Zellen ebensogut vermittels einer primären, den angrenzenden Zellen gemeinsamen Hautlamelle vermittelt sein könnte. Es gelang SANIO, in der von Inkrustationen gereinigten Interzellulärsubstanz des Holzes die Zellulosereaktion hervorzurufen. Der endgültige Beweis dafür, daß die Mittellamelle die primär entstandene Zellwandung sei, konnte aber erst später, im Zusammenhang mit den Untersuchungen von STRASBURGER u. a. über die Zellteilung geliefert werden.

5. Zellentheorie

Eine klare Formulierung der Zellentheorie hat erst SCHWANN gegeben. Er stellte den Satz auf, „daß es ein gemeinsames Entwicklungsprinzip für die verschiedensten Elementarteile der Organismen gibt, und daß die Zellenbildung dieses Entwicklungsprinzip ist“ (1839, S. 196).

Schon vor SCHWANN hatte man wohl eingesehen, daß alle Teile des Pflanzenkörpers aus Zellen bestehen und also einen ähnlichen Ursprung haben, teils dehnte aber SCHWANN diese Kenntnis auf das Tierreich aus, teils hat er klar ausgesprochen — was bei andern nur andeutungsweise zu finden war —, daß die Universalität der Zellenbildung ein Mittel in die Hand gibt, die ontogenetische Entwicklung auf ein Prinzip zurückzuführen und, indem er die Zellbildung mechanisch verstehen will, sucht er zu einer Kausalerklärung der Formbildung überhaupt vorzudringen.

Die außerordentliche Bedeutung von SCHWANNs Werk — man hat es sogar hinsichtlich der Wirkung auf gewissen Seiten (WILSON 1900) mit DARWINs Hauptwerk verglichen — ist eben in der Aufstellung eines kausalen Bildungsprinzipes aller ontogenetischer Entwicklung zu suchen. Daß SCHWANN die Zellbildung falsch schilderte und dieselbe überhaupt in zu schematischer Weise auffaßte (er verglich sie mit einer Kristallisation aus Mutterlauge), ändert nichts an der Sache; seine Idee, eine auf den derzeitigen physikalischen und chemischen Kenntnissen fußende kausale Erklärung der Entwicklung zu wagen, hat das Denken der Biologen erst auf die Bahn einer kausalanalytischen Formbildungslehre gelenkt. Man kann SCHWANNs Werkchen als eine Wurzel der Entwicklungsmechanik im weitesten Sinn betrachten. SCHWANN geht übrigens bei seinen theoretischen Ausführungen über die Zellenbildung sehr behutsam zu Werke. Die Entstehung der Zellen wird also nicht ohne weiteres für eine Kristallisation erklärt, sondern er räumt den Zellen außer der formativen auch eine metabolische Kraft oder Tätigkeit ein, durch die sie sich von den Kristallen unterscheiden sollen.

Für SCHWANN ist die Zelle hauptsächlich der Baustein des Körpers. Aus der physikalischen Erklärung der Bildung und des Wachstums der Zelle will er die Organbildung begreiflich machen. Unter den Botanikern verrät wohl NÄGELI die größte Verwandtschaft mit SCHWANNs Ideenkreis. Er konnte, auf besseres Tatsachenmaterial gestützt, weiter gehen in der mechanischen Erklärung des Wachstums, der Geist seiner Ausführungen ist aber derselbe wie in SCHWANNs zellentheoretischen Erörterungen. Ähnlichen Gedankenbahnen sind die Ausführungen von BERTHOLD, BÜTSCHLI, RHUMBLER und mehrerer anderer Forscher entsprungen, die sämtlich eine mechanistische Auffassung des Lebens verfechten und sich vor allem für die Formverhältnisse der zellulären Erscheinungen interessieren. BERTHOLDs Protoplasma-mechanik (1886) ist das zentrale Werk dieser Forschungsrichtung, die zweifellos viel dazu beigetragen hat die Lebenserscheinungen begreiflicher zu machen, auch wenn viele oder sogar die meisten „mechanischen“ Erklärungen nur Analogien oder Hypothesen sind.

Während die durch BERTHOLD u. a. vertretene Richtung an die Bemühungen SCHWANNs, eine mechanische Erklärung der Zellentstehung zu geben, anknüpfen, greift die durch ROUX u. a. gepflegte Entwicklungsmechanik das Organbildungsproblem an einer Seite an, die wir erst unter den ferneren Begründern der Zellentheorie, vor allem VIRCHOW vorgezeichnet finden. Mit seiner falschen, von SCHLEIDEN übernommenen Theorie der freien Zellbildung, konnte SCHWANN nur zu einer diffusen Vorstellung von dem einheitlichen Zug in der organischen Entwicklung

vordringen. Erst auf dem Fundament des VIRCHOWSchen Satzes „*omnis cellula e cellula*“ konnte sich die Vorstellung erheben, daß die Zelle nicht nur ein Formelement des Organismus, sondern einen sich selbstständig fortpflanzenden und alle Lebensseigenschaften tragenden Elementarorganismus darstellt; eine Vorstellung, die einige Jahre später durch BRÜCKE (1861) ausführlich entwickelt wurde. Alle Lebenserscheinungen, Entwicklung, Stoffwechsel, normaler wie pathologischer, wurden nach VIRCHOWS Vorgang als Zellerscheinungen betrachtet und es ist nur die einfache Konsequenz dieser Betrachtungsweise, daß z. B. VERWORN keine Organphysiologie haben will, sondern die allgemeine Physiologie durch und durch als Zellphysiologie auffaßt.

Hier begegnen wir einer ganz neuen Richtung, nämlich der Einsicht in die Kontinuität des Lebenssubstrates, woraus sich bald auch die Vorstellung von der Zelle als Träger aller erblichen Anlagen des Organismus entwickelte; in neuerer Zeit wurde durch die Errungenschaften der experimentellen Entwicklungsmechanik zur Evidenz gezeigt, was den früheren Forschern nur dunkel vorgeschwebt hatte, daß nicht nur die embryonalen, sondern alle lebenden Körperzellen den vollen Satz des „*Idioplasmas*“ enthalten.

Seit SCHWANN hat sich also der Zellenbegriff so weit verändert und vertieft, daß er in der Tat ein ganz neuer geworden ist. Den Wendepunkt bildet der Nachweis, daß Zellen nur aus Zellen durch Teilung entstehen. Und mit den fortschreitenden mikroskopischen Kenntnissen mußte die Definition der Zelle eine Umänderung erfahren, indem man definitiv von der durch den Wortlaut eingegebenen Vorstellung Abstand nahm und als das hauptsächliche einer Zelle das Protoplasma ansah. Schon ALEX. BRAUN hat klar ausgesprochen, daß man nicht bloß „das durch ringsum geschlossene Wände gebildete Kämmerlein“ Zelle nennen soll, sondern mit viel größerem Recht „seinen lebendigen Bewohner“. „Die Zelle,“ sagt er, „ist somit ein kleiner Organismus, der sich nach außen seine Hülle bildet, wie die Muschel ihre Schale, die Schnecke ihr Haus, der Krebs seinen Panzer. Der von dieser Hülle umschlossene Inhalt aber ist der wesentliche und ursprüngliche Teil der Zelle, ja, er muß als Zelle betrachtet werden, schon ehe er seine Überkleidung erhalten hat“ (1851, S. 166). BRAUN hat hier schon den Gedanken geäußert, daß vom Inhalt der Zelle alle Lebenstätigkeit ausgeht und daß die Zellhaut nur ein dem Stoffwechsel hinderliches Sekretionsprodukt darstelle, der später durch MAX SCHULTZE (1861 u. 1863) näher ausgeführt und zu einem Grundpfeiler der Zellentheorie gemacht wurde. Obwohl das Wort Zelle nunmehr nur historisch berechtigt ist, hat sich kein besseres eingebürgert. Andere sind wohl vorgeschlagen, z. B. „Protoplast“ (HANSTEIN 1880) oder der mit hypothetischen Nebenvorstellungen verknüpfte Terminus „Energide“ (SACHS 1892).

So großartig wie sich die Zellenlehre entwickelt hat und noch in Entwicklung begriffen ist, muß man in ihr mehrere getrennte Forschungsrichtungen unterscheiden. Dies um so mehr, als, wie gesagt, die Zellenlehre von manchen Seiten derart erweitert wird, daß sie fast die ganze Physiologie und einen großen Teil der Anatomie umfaßt. Man geht aber zu weit, wenn man so entschieden betont, daß alle Lebenserscheinungen Zellularerscheinungen sind, indem man vergißt, daß ein Organ nicht nur ein Zellhaufen ist, sondern eine aus Zellen aufgebaute

Ganzheit. Die Eigenschaften des Organismus lassen sich erst durch Zusammentreten einer sehr großen Menge von Zellen realisieren, die unter sich vielfach zusammenhängen, derart, daß das Plasma von Zelle zu Zelle in kontinuierlicher Verbindung steht. Die Entdeckung der Plasmodesmen in Pflanzenmembranen und der Wanderzellen bei der tierischen Embryonalentwicklung, sowie die neueren Tatsachen über Regeneration und Umdifferenzierung haben die Vorstellung vom Organismus als ein bloßes Zellaggregat erschüttert und man beginnt mehr und mehr einzusehen, daß das Protoplasma im weitesten Sinn das Lebenssubstrat ist.

Von der Zellentheorie im engeren Sinn hat sich also eine Protoplasmatheorie abgegliedert, und es wäre offenbar folgerechter, die allgemeine Physiologie eine Protoplasmaphysiologie, statt eine Zellphysiologie zu nennen. Denn es kann für die Funktion des fertigen Körpers ziemlich gleichgültig sein, ob das Lebenssubstrat kontinuierlich sei oder in kommunizierende Kämmerchen aufgeteilt ist. Die zelluläre Konstruktion ließe sich ja, insofern durch sie namentlich bei Pflanzen die mechanische Festigkeit, die Skelettierung in zweckmäßiger Weise besorgt wird, auch auf anderer Weise zustandegekommen denken. Ich kann deshalb nicht einsehen, daß die zelluläre Struktur an sich ein größeres Interesse für die Physiologie des fertigen Körpers hat. Um so fundamentaler ist die Bedeutung der Zellentheorie für die Entwicklungsphysiologie und die Lehre von Fortpflanzung und Vererbung. Denn die Aufteilung des Protoplasmas in kleinste vollwertige Portionen, in elementare Organismen, die mit allen Qualitäten des Lebens ausgerüstet sind und sich durch Teilung vermehren, ist hier das tragende Prinzip. Hier liegt auch das eigentliche Feld der Zellentheorie; ohne die cytologischen Erfahrungen wären die Fortpflanzungslehre und Entwicklungsphysiologie totgeborene Disziplinen. O. HERTWIG, STRASBURGER, WEISMANN (1883), ROUX (1884) und viele andere Forscher betätigten sich bei dem Ausbau dieser schon bei VIRCHOW (1855), BRÜCKE (1861) u. a. vorgezeichneten neuen Richtung der Zellenlehre, die in den zusammenfassenden Werken von O. HERTWIG (1909), WILSON (1900) u. a. vertreten wird.

Mit der stetig erweiterten morphologischen und physiologischen Kenntnis der Zelle wurden auch die theoretischen Vorstellungen über das Lebenssubstrat verändert.

Für SCHWANN und VIRCHOW war die Zelle die elementarste Lebens-einheit; man empfand kein Bedürfnis, noch weiter hinabzugehen, um „das organische Molekül“ aufzuspüren. Bei BRÜCKE (1861) finden wir die Vorstellung von der Zelle als mit selbständigem Stoffwechsel ausgerüsteten Elementarorganismus entwickelt und hiermit war der Gedanke erweckt: Ist die Zelle wirklich kleinste Lebens-einheit oder setzt sie sich aus noch kleineren mit allen Merkmalen des Lebens ausgerüsteten Elementen zusammen? Mit diesem Gedanken verknüpfte sich ein anderer: Man hatte gefunden, daß die Körperzellen entweder vielerlei „trophoplastische“ Einschlüsse oder sogen. „meta- oder alloplasmatische“ Strukturen enthalten, die in den Embryonalzellen (außer der mit sehr viel Nährstoff versehenen Eizelle) zu fehlen pflegen, und der Schluß lag nahe, daß nur ein gewisser Teil des Elementarorganismus die eigentliche Lebens-einheit vorstellte. Dazu kamen die Ergebnisse der Karyologie und der Befruchtungslehre, welche darauf hindeuten schienen, daß vor-

nehmlich der Kern, bzw. die Chromosomen, zu diesem ausgezeichneten Teil zählten.

Tatsachen mit Spekulation in Verbindung erzeugten so die bekannte Vorstellung, daß die Zelle aus einer großen Zahl noch kleinerer Einheiten, den „Pangenen“, „Biophoren“ usw. besteht, und daß diese Einheiten mit den elementaren Merkmalen des Lebens ausgerüstet sind und sich durch Teilung vermehren. Zumeist wurde angenommen, daß diese kleinsten Einheiten qualitativ verschieden sind und einzelne vererbare Eigenschaften tragen; einen vollen Satz derselben stelle das „Idioplasma“ (NÄGELI 1884) dar. Eine Bestätigung dieser Annahme kleinster Lebensseinheiten glaubten verschiedene Mikroskopiker, ALTMANN, HEIDENHAIN, EISEN u. a., darin zu finden, daß bei gewisser Präparation Plasma und Kern aus lauter Körnchen (Granula, Chromiolen usw.) zu bestehen schienen, während die meisten Forscher die Sichtbarkeit der Lebensseinheiten leugneten. Übrigens verlegten, wie vorher erwähnt, eine Anzahl Forscher, wie HERTWIG, STRASBURGER, KÖLLIKER und WEISMANN, das Idioplasma in den Kern. Die Theorie der ultramikroskopischen Lebensseinheiten, die ihre Wurzel in DARWINS bekannter „Gemmula“-Theorie sowie in den Arbeiten von SPENCER und HÄCKEL hat und zuerst von den Botanikern NÄGELI (1884) und DE VRIES (1889) dargestellt wurde, gipfelt in WEISMANN'S Buch „Keimplasma“ (1892). In diesem wird auf Grund einer von ROUX (1883) angegebenen Hypothese die durch die spätere Forschung verlassene Theorie von Keimzellen und Somazellen entwickelt. Die ersteren sollen das gesamte Idioplasma, die letzteren aber (auf Grund inäqualer Verteilung der Biophoren bei der Kernteilung) nur bestimmte ihre sichtbaren Eigenschaften determinierenden Portionen desselben enthalten.

In neuester Zeit ist eine starke Reaktion gegen diese Pangentheorien hervorgetreten. Die vorurteilsfreie Forschung fand zwar Individualität bei Kern, Plastiden und möglicherweise bei Centrosomen und Chromosomen, aber keine tatsächliche Unterlage für die Erstreckung der Individualitätshypothese auf alle Teile und Bildungen im Plasma. Die neuere kolloidchemische Forschung vermittelte eine ganz andere Auffassung der feinsten Plasmastruktur und sogar viele Vererbungstheoretiker bestanden nicht darauf, daß die Merkmale von diskreten Partikeln getragen sein müßten.

Ein bleibender Fortschritt, der mit der Pangentheorie in keinem näheren Zusammenhang steht, bleibt jedoch die Aufstellung des Begriffs Idioplasma. Die experimentellen Untersuchungen von NUSSBAUM, GRUBER und VERWORN mit Protozoen, von GERASSIMOFF (1904) mit *Spirogyra*, von TOWNSEND (1897) u. a. mit höheren Pflanzen, sowie Sektionsversuche an tierischen Eiern, haben gelehrt, daß zu einer vollwertigen Zelle nicht nur Cytoplasma sondern auch ein Kern gehört; die Untersuchungen von A. MEYER, SCHMITZ und SCHIMPER (1881—1883), ergaben betreffs der Chromatophoren, daß diese nicht, wie man seit MOHL'S Zeiten geglaubt hatte, aus dem Protoplasma entstünden, sondern individualisierte, nur durch Teilung vermehrte Organe der autotrophen Pflanzenzellen sind. Die physiologische Forschung hat also die Kenntnis der idioplasmatischen Lebensseinheit gefördert; dagegen bleibt noch das Minimum von lebender Substanz festzustellen, das dem Idioplasma entspricht. Bei Protozoen bedarf es z. B. nur eines Bruchteils des Kerns, um vollständige Regeneration

des Körpers zu besorgen; bei höheren Organismen scheint der volle Satz von Chromosomen erforderlich zu sein. Unbekannt ist das Minimum von Cytoplasma oder von Chromatophorensubstanz — hier streift man aber schon die Frage des praktischen Existenzminimums von lebender Substanz überhaupt, das ja höchstwahrscheinlich größer ist als das idioplasmatische Minimum.

6. Zusammenfassung und Schluß

Bei der Untersuchung des fertigen Zellhautgerüsts nach MALPIGHI und GREW bis zu den Phytotomen am Anfang des neunzehnten Jahrhunderts empfand man kein Bedürfnis nach der Annahme einer Elementarstruktur, oder, wenn eine solche, wie in den Theorien von GREW oder WOLFF, erdacht wurde, hatte sie gar keine Ähnlichkeit mit unserer Zellentheorie oder ihren Ablegern. Schon diese historische Tatsache lehrt, daß die Anatomie und Physiologie des fertigen Körpers in weitem Grade unabhängig von der Zellenlehre betrieben werden kann. Man kann Baugesetze, Konstruktionsprinzipien und Funktion der Organe recht eingehend studieren, ohne sich näher um die Tatsache zu bekümmern, daß dieselben aus ursprünglich einander ähnlich sehenden Zellen entstanden, ja die Ontogenie besteht, kann man sagen, vielfach eben darin, die Zellen so zellenunähnlich wie möglich zu machen. Die Entwicklung gibt zahllose Beispiele dafür wie Dinge geschaffen werden, denen niemand ansehen kann, daß sie aus ähnlichen Elementarteilen aufgebaut wurden. Es steckte daher zweifellos etwas Richtiges darin, daß die älteren Phytotomen Gefäße, Fasern und „Zellen“ als gleichwertige Elementarorgane annahmen. Wenn eine gewisse Richtung der Biologie überall Zellen und zelluläre Erscheinungen statt einheitlicher Gewebe und Organe setzen will, ohne zu gestehen, daß aus den Zellen wirklich ganz neue, ihren eigenen Gesetzen gehorchende Bildungen geworden sind, so vergißt man, daß nicht alle Biologie Entwicklungsgeschichte ist und daß die Entwicklung eben darin besteht, zu differenzieren und Neues zu schaffen. In den Geweben sind die Zellen zu einer neuen Einheit erhoben. Es erregte auch seinerzeit wenig Aufmerksamkeit, als z. B. die Entwicklung der Gefäße aus Zellreihen erkannt wurde, ja daß die Erkenntnis der Zellennatur der Fasern und anderer Gewebeelemente sich so allmählich ohne jede Revolution in das Bewußtsein der Phytotomen einschlich, ist überhaupt eine sehr bemerkenswerte Tatsache. Man war schon in der Physik und Chemie mit der Hypothese eines „Urstoffes“ vertraut; es lag daher nahe, auch beim Organismus ein Urelement anzunehmen.

Das Epochenmachende der SCHLEIDEN-SCHWANNschen Zellentheorie bestand erstens darin, die dunkel erkannte Tatsache der Zellennatur aller Gewebeelemente zu voller Klarheit zu erheben, zweitens und vor allem darin, ein einheitliches Bildungsprinzip der Zellen aufzustellen. Dadurch, daß SCHLEIDEN die Entwicklung zu dem alles andere übertönenden neuen Schlagwort machte und SCHWANN die Zellenentwicklung physikalisch zu erklären suchte und hierdurch weite Ausblicke eröffnete, bekam das entwicklungsgeschichtliche Studium einen so kräftigen Anstoß, daß es von nun ab das Hauptinteresse der Anatomen fesselte bis es durch das Auftreten DARWINS und HAECKELS

mehr in die Bahn einer phylogenetisierenden vergleichenden Anatomie eingelenkt wurde.

Das Leitmotiv dieser entwicklungsgeschichtlichen Periode, die sich von SCHLEIDEN und MOHL bis DE BARY und STRASBURGER erstreckte, war eine streng deskriptive Forschung, der wir den Hauptanteil unserer anatomischen Kenntnisse verdanken. An sie reihte sich später die mikrochemische Anatomie. Die Systematik begann mehr und mehr auch die inneren Merkmale zu berücksichtigen. Dagegen wurde das vornehmlich die Bauprinzipien des fertigen Körpers berücksichtigende physiologisch-anatomische Studium aufgehalten und erst in den letzten Dezennien des Jahrhunderts durch SACHS, SCHWENDENER, HABERLANDT u. a. wieder aufgenommen.

Die Zellenlehre entstand als ein frühzeitiger Zweig der entwicklungsgeschichtlichen Richtung in der Anatomie. Die Strukturen der fertigen Gewebe wurden bis zu den embryonalen Geweben der Vegetationspunkte zurück verfolgt und da die Gewebemasse der Vegetationspunkte einen zelligen Bau hatte, so entstand die Frage, wie die Zellen gebildet werden. Auf die losen Hypothesen von SPRENGEL, LINK u. a. folgten in den zwanziger und dreißiger Jahren Untersuchungen von MIRBEL, BROGNIART und MOHL, aber erst nach SCHLEIDENS Auftreten kam die Forschung in den Zug und UNGER, NÄGELI, HOFMEISTER u. a. klärten die Zellteilung auf.

Schon SCHWANN erkannte die Zellennatur des tierischen Eies und auch in der Botanik fand durch die Untersuchungen über Algen und durch HOFMEISTERS Arbeiten über den Embryosack die wichtige Vorstellung Eingang, daß der Organismus aus einer einzigen Zelle seinen Ursprung nimmt. Hierdurch gewann die Zelle eine viel größere theoretische Bedeutung. Statt wie früher nur für das Formelement der Gewebe zu gelten, bekam sie nunmehr die Natur eines Vererbungsträgers und diese Vorstellung befestigte und vertiefte sich immer mehr, je weiter sich unter dem Auge des Mikroskopikers die Teilungsvorgänge der Zelle und des Kerns enthüllten. Aus der deskriptiv-cytologischen Forschung, in Verbindung mit chemischen und physiologischen Erfahrungen und vererbungstheoretischen Spekulationen erwuchs so in der letzteren Hälfte des Jahrhunderts die Theorie des Idioplasmas und die mit ihr vielfach verknüpften Hypothesen über diskrete Vererbungsträger im Plasma oder im Kern.

Schon früher, in den fünfziger und sechziger Jahren, hatte der Zellenbegriff die Umgestaltung erfahren, daß der Inhalt für das allein Wichtige gehalten wurde. Da es sich zudem zeigte, daß es mehrkernige oder einkernige Zellen gibt und daß größere oder geringere Mengen von Stoffen, die nicht zu dem eigentlichen Protoplasma gehören, darin enthalten sein können, so verlor die Zelle im ursprünglichen Sinne jede theoretische Bedeutung. Als Lebensseinheit wurde das Protoplasma mit zugehörigem Kern und Plastiden aufgefaßt, gleichgültig, ob diese Einheit auch zelluläre Abgrenzung hatte oder mit anderen dergleichen Einheiten zu einem „Symplasten“ vereinigt war. Man kann daher mit gewissem Recht sagen, daß eine Protoplasmatheorie an die Stelle der Zellentheorie getreten ist¹⁾. Das Wort Zelle wird aber bequemlichkeitshalber noch

¹⁾ O. HERTWIG (1909), S. 7.

beibehalten, um eine vollwertige Lebensseinheit zu bezeichnen: man muß ja durch einen Begriff ausdrücken können, daß z. B. das riesig große Ei und das winzig kleine Spermatozoon in Vererbungshinsicht gleichwertig sind. Und die neuere Zellentheorie, die selbstverständlich dennoch erheblich von der SCHWANNschen differiert, hat die Aufgabe, den Inhalt dieses Begriffes klarzulegen. Unter Protoplasmatheorie wäre dann die Lehre von der übrigen strukturellen und physiologischen Beschaffenheit des Protoplasmas zu verstehen. Übrigens ist das Gebiet der Zellenlehre im Laufe eines halben Jahrhunderts derart angeschwollen und sind eine so große Menge von neuen Problemen aufgetaucht, die in die gesamte Physiologie eingreifen, daß es sinnloser Schematismus hieße, wollte man alles in den Rahmen von ein oder zwei Begriffen zusammendrängen.

Bezeichnend für die Zellenlehre ist die enge Verbindung botanischer und zoologischer Forschung, allein in keiner Periode der Geschichte der Wissenschaft ist die Kommunikation der beiden Forschungsgebiete unterbrochen. Die Anatomie der Pflanzen wurde schon von Anfang an sehr durch die tierische Anatomie beeinflusst, was wohl z. T. darin seinen Grund hatte, daß die älteren Phytotomen selten Botaniker, sondern Mediziner waren. Der Einfluß der Menschen- und Tierkunde erstreckte sich noch weit in das neunzehnte Jahrhundert hinein, aber selten war er glücklich. Sehr viele erst spät ausgeglichene Wahnvorstellungen sind entstanden, ehe man darüber belehrt war, daß der fertige Pflanzenkörper strukturell und funktionell ganz anders als der Tierkörper geartet ist. Erst die Zellen- und Protoplasmaforschung hat die Kluft zwischen den beiden Reichen dauerhaft überbrückt. Und es ist interessant zu sehen, daß die Botaniker hier vielfach vorangingen: SCHLEIDEN hat SCHWANN beeinflusst, MAX SCHULTZES Plasmatheorie war durch AL. BRAUN, UNGER und DE BARY vorbereitet. Später folgten die Entdeckungen über Befruchtung und Kernteilung zumeist Schlag auf Schlag in beiden Gebieten und die übereinstimmenden Befunde lehrten, daß eine prinzipielle Verschiedenheit zwischen dem tierischen und pflanzlichen Protoplasma nicht besteht.

Für eine Übereinstimmung des beweglichen Pflanzenplasmas mit der tierischen „Sarkode“ hatte sich schon UNGER (1855) in seinem Lehrbuch ausgesprochen, aber erst MAX SCHULTZE (1860—1863) wies ausführlich hierauf hin. Auch DE BARYS Arbeit über die Schleimpilze (1859) war geeignet, die Verwandtschaft von Tieren und Pflanzen zu beleuchten. Schon seit dem Anfang des Jahrhunderts waren übrigens die pflanzlichen Spermatozoiden und die Schwärmsporen der Algen bekannt, obwohl sie erst gegen 1850 näher studiert wurden. Noch weitere Beweise für die Übereinstimmung des tierischen und pflanzlichen Protoplasmas erbrachten die Untersuchungen der Zell- und Kernteilung. Es gab allerdings Unterschiede, aber die Wesensgleichheit war nunmehr vielfach ein Glaubenssatz geworden. Hieraus lassen sich z. B. die Angaben GUIGNARDS über Centrosomen bei höheren Pflanzen oder die Adoption der „Zugfasertheorie“ erklären; auch mag an die R. HERTWIGsche „Chromidium“-Theorie erinnert werden oder an BENDAS Chondriosomen: In beiden Fällen glaubten einige Forscher bald in den Pflanzenzellen ähnliche Dinge gefunden zu haben. Auch den Neurofibrillen entsprechende „reizleitende Strukturen“ wollte man in dem Wurzelplasma entdeckt haben. Allein diese und andere durch tierische Analogien angeregte Befunde haben sich nicht bestätigt.

Der gegenseitige Austausch zwischen Pflanzenkunde und Tierkunde hat das Gute mitgeführt, die Abgrenzung der Zellenlehre gegen die Gewebelehre und die Physiologie zu bewirken. Es gab ja eine Zeitperiode, wo MOHL und namentlich SCHACHT und HOFMEISTER dicke Bücher über „die Pflanzenzelle“ schrieben, worin das Gesamtgebiet der Anatomie und Physiologie behandelt wurde; in demselben Geist schrieb VIRCHOW seine „Cellularpathologie“. Erst die Klärung der Begriffe „Zelle“, „Elementarorganismus“, „Idioplasma“ „Vererbungsträger“ usw. in einer Reihe mehr theoretischer Schriften von BRÜCKE, SCHULTZE, NAGELI, DE VRIES, WEISMANN, ROUX u. a. schuf eine wirklich allgemeine, von der Anatomie und Physiologie des fertigen Körpers abgegrenzte Zellenlehre.

Literatur zur Einleitung¹⁾

- AGARDH, 1830—32, Väst-Biologie, Malmö (deutsch übersetzt von CRP, Greifswald 1832).
- BERNHARDI, 1805, Beobachtungen über Pflanzengefäße, Erfurt. — BRAUN AL., 1851, Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, Leipzig. — BROWN, ROB., 1833, Observations on the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae (Trans. Linn. Soc.). — BRÜCKE, 1861, Die Elementarorganismen, Sitzungsber. Akad. Wien, Bd. 44.
- COTTA, 1806, Naturbeobachtungen über die Bewegung und Funktion des Saftes in den Gewächsen, Weimar.
- DE BARY, 1877, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane, Leipzig. — DESFONTAINES, 1803, Mém. sur l'organisation des Monocotyledones (Mém. de l'institut. national 1, Paris). — DE LA BAISSE, 1733, Dissertation sur la circulation de la sève dans les plantes, Bordeaux. — DUHAMEL, 1758, La physique des arbres, P. II, Paris. — DU PETIT-THOUARS, 1809, Essais sur la végétation considérée dans le développement des bourgeons, Paris.
- FLEMMING, 1882, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, Leipzig.
- GLEICHEN, W. F., genannt RUSSWORM, 1764, Das Neueste aus dem Reiche der Pflanzen, Nürnberg. — Derselbe, 1777—1781, Auserlesene mikroskopische Entdeckungen, Nürnberg. — GREEN, 1909, History of Bot. 1860—1900. — GREW, NEHEMIA, 1682, The anatomy of plants, with an idea of a philosophical history of plants, London.
- HABERLANDT, G., 1918, Physiologische Pflanzenanatomie, 5. Aufl., Leipzig. — HÄCKEL, 1866, Generelle Morphologie. — HAGEN, 1846, Poggendorfs Annalen, 143, S. 1. — HALES, STEPH., 1727, Vegetable statics, London. — HANSTEIN, JOH., 1848, Plantarum vascularum folia, caulis, radix, Halae. — Derselbe, 1864, Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde, Berlin. — Derselbe, 1880, Botanische Abhandlungen, 4. — HARTIG, TH. 1837, Vergl. Untersuchungen über die Organisation des Stammes der einheimischen Waldbäume. — Derselbe, 1843, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzen, Berlin. — HEDWIG, J., 1789, De fibrae vegetabilis et animalis ortu, Sectio I, Lipsiae. — HILL, JOHN, 1770, The construction of timber from its early growth, London. — HERTWIG, O., 1909, Allgemeine Biologie, 3. Aufl., Jena. — HOFMEISTER, W., 1849, Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen, Leipzig. — Derselbe, 1867, Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig. — HOOKE, ROB., 1667, Micrographia: or some physiological descriptions of minute bodies made by magnifying glasses with observations and inquiries thereupon, London.
- JURINE, Journ. d. phys., Paris, 56.
- KIESER, D. G., 1815, Phytotomia, Jena. — KÜTZING, 1843, Phycologia generalis, Leipzig.
- LINK, H. F., 1807, Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Göttingen. — Derselbe, 1812, Nachträge zu den Grundlehren usw., 2. H., Göttingen. — LUDWIG, CHR. G., 1757, Institutiones regni vegetalis, Lipsiae. — LUNDEGÅRDH H., 1912, Archiv für mikroskopische Anatomie, 80/I.
- MALPIGHI, MARC., 1675, Anatomie plantarum (abgekürzte Übersetzung von M. MÖBIUS in OSWALDS Klassikern Nr. 120). — MEYEN, F. J. F., 1830, Phytotomia, Berlin. — Derselbe, 1837—1839, Neues System der Pflanzenphysiologie. — MIRBEL-BRISSEAU, 1802, Traité d'anat. et de physiologie végétales, Paris, t. I. — Derselbe, 1808, Exposition et défense de ma théorie de l'organisation végétale, A la Haye. — Derselbe, 1815, Elements de physiologie et de botanique, Paris. — Derselbe, 1823,

¹⁾ Arbeiten neueren Datums sind meist hier nicht aufgenommen. Man wolle betreffs dieser die Literaturlisten nach Abschnitt I und II vergleichen.

- Recherches anatomiques et physiol. sur le *Marchantia polymorpha*. Extrait des *Nouv. Ann. de Muséum d'hist. nat.*, 1. — Derselbe, 1828, *Ann. de Muséum*, 13. — MOHL, 1828, Über die Poren des Pflanzenzellgewebes, Tübingen. — Derselbe, 1832, Über den Bau des Cycadeen-Stammes, Münchener Akademie d. Wiss. — Derselbe, 1833, *Flora*, 2, S. 697. — Derselbe, 1835, Über die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Teilung, Tübingen. — Derselbe, 1836, Erläuterung und Verteidigung meiner Ansicht von der Struktur der Pflanzensubstanz, Tübingen. — Derselbe, 1838, Über die Entwicklung der Spaltöffnungen, *Linnaea*. — Derselbe, 1844, *Botan. Ztg.*, S. 273. — Derselbe, 1845a, Über die Struktur des Palmenstammes in „Vermischte Schriften botanischen Inhaltes“, Tübingen. — Derselbe, 1845b, Über den Bau der veget. Zellmembran (1837) in „Vermischte Schriften“. — Derselbe, 1846, *Bot. Ztg.*, S. 73. — Derselbe, 1851, Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle, Braunschweig. — Derselbe, 1858, On the Cambiumlayer of the stem. *Ann. and Magaz. of Natur. Hist.*, S. 389. — MOLDENHAWER, J. H. D., 1779, *Dissertatio anatomica de vasis plantarum. D. Trajecti ad Viadrum*. — MOLDENHAWER, J. P., 1812, Beiträge zur Anatomie der Pflanzen, Kiel. — MORREN, Ch. Fr. A., 1836, *Ann. d. scienc. natur.*, I, S. 284.
- NAEGELI, C., 1842, *Linnaea*, S. 252. — Derselbe, 1844, *Ztschr. f. wiss. Bot.* — Derselbe, 1846, ebenda. — Derselbe, 1858, *Beitr. z. wiss. Bot.*, 1. — Derselbe, 1863, Über die Siebröhren, *Botan. Mitteil.*, I, S. 1. — NAWASCHIN, 1898, *Bull. de l'acad. d. Sc. de St. Pétersbourg*, 9.
- PRINGSHEIM, N., 1854, Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle, Berlin.
- REICHENBACH, HELENE („Ein Ungenannter“), 1845, *Bot. Ztg.* 14-15. — REMAK (1850 bis 1855), Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere, Berlin. — RUDOLPHI, 1807, *Anatomie der Pflanzen*, Berlin.
- SACHS, 1868, *Lehrbuch der Botanik*, Leipzig. — Derselbe, 1875, *Geschichte der Botanik*, München. — Derselbe, 1887, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, II. Aufl., Leipzig. — Derselbe, 1892, *Physiol. Notizen. Flora*, H. 1. — SANIO, K., 1863, *Bot. Ztg.*, S. 113. — SCHACHT, H., 1852, *Physiologische Botanik; Die Pflanzenzelle*, Berlin. — Derselbe 1856, *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse*, 1, Berlin. — SCHLEIDEN, 1838, Beiträge zur Phytogenesis, in MÜLLERS Archiv. — Derselbe 1845—1846, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, 2. Aufl., Leipzig. — SCHMITZ, 1880, Sitzungsbericht der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde, Bonn. — SCHNEIDER, A., 1873, *Jahrbuch der oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde*, S. 113. — SCHULTZ, C. H., 1841, Die Cyclose des Lebenssaftes in den Pflanzen, Breslau und Bonn; *Mém. prés. à l'Acad. d. Sc.*, 7. — SCHULTZE, M., 1861, Über Muskelkörperchen usw., *Archiv für Anatomie und Physiologie*. — Derselbe, 1863, *Das Protoplasma der Rhizopoden und Pflanzenzellen*, Leipzig. — SCHWANN, Th., 1839, *Mikroskopische Untersuchungen*, Berlin. — SPRENGEL, 1802—1804, *Anleitung zur Kenntnis der Gewächse in Briefen*, Halle. — Derselbe, 1812, *Von dem Bau und der Natur der Gewächse*, Halle. — STRASBURGER, E., 1884, *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen*, Jena. — Derselbe, 1891, *Histologische Beiträge*, Heft 7. — Derselbe, 1907, *Die Ontogenie der Zelle seit 1875*, *Progr. rei bot.*, 1, S. 1.
- TISCHLER, G., 1915, *Progr. rei bot.*, 5. — TREVIRANUS, L. Chr., 1806, *Vom inwendigen Bau der Gewächse*, Göttingen. — Derselbe, 1835, *Physiologie der Gewächse*, 1, Bonn. — Derselbe, 1841, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Göttingen. — TOURNEFORT, 1692, *Mém. de l'Acad. d. Sciences*, Paris.
- UNGER, Fr., 1836, *Flora*, 2. — Derselbe, 1840, Über Bau und Wachstum des Dicot. Stammes, *Akad. d. Wiss. St. Petersburg (Leipzig, Voss)*. — Derselbe, 1841, *Linnaea*, S. 389. — Derselbe, 1844a, *Bot. Ztg.*, S. 489. — Derselbe, 1844b, Bericht des Vereins der Naturforscher zu Grätz. — Derselbe, 1855, *Anatomie und Physiologie der Pflanzen*, Pest, Wien und Leipzig.
- VIRCHOW, 1855a, *Archiv für pathol. Anatomie*, 8. — Derselbe, 1858, *Cellularpathologie*, Berlin.
- WIGAND, 1854, *Botanische Untersuchungen*, Braunschweig. — WOLFF, Chr., 1725, *Vernünftige Gedanken von den Wirkungen der Natur*, Halle. — WOLFF, C. Fr., 1774, *Theoria generationis*, Ed. nova, Halle.
- WILSON, 1900, *The Cell*, 2 Ed., New-York.

Erster Abschnitt:

DIE ZELLE

von

HENRIK LUNDEGÅRDH

Die Zelle

I. Zelle und Protoplast

Definition. Nomenklatur. Zelle nennen wir jede zusammenhängende, nach außen in irgend einer Weise abgegrenzte Protoplasma-masse (Protoplast, HANSTEIN, 1880, S. 9), wie diese Masse auch sonst beschaffen sein mag. Diese kurze, dem Sprachgebrauch der modernen Protoplasmatheorie sich anschmiegende Definition bedarf einer Auslegung.

Wir verlangen, daß eine protoplasmatische Einheit, um eine Zelle genannt zu werden, in sich geschlossen und abgegrenzt sein muß. Dies kann auf sehr verschiedene Weise bewirkt sein. Der Protoplast kann nur durch eine dünne Hautschicht begrenzt sein (Gymnoplast)¹⁾, wie bei Amöben und Plasmodien von Schleimpilzen, oder die Zelle kann eine aus ausgeschiedenen Stoffen bestehende besondere Wandung haben, wie zu-mei-st im Pflanzenreich (Dermatoplast nach PFEFFER). Wenn zwei Plasmodien verschiedener Art durcheinander kriechen, so bilden sie doch zwei scharf getrennte Zellen, obwohl die Plasmen in unmittelbarem Kon-takt sind: Eine Verschmelzung der Plasmen findet nicht statt²⁾. Ver-schmelzen aber zwei Plasmen, wie bei der Befruchtung, so ist aus zwei Zellen eine geworden. Es gibt riesengroße Zellen von mehreren Kubik-zentimeter Inhalt, wie die nackten Plasmodien und die hautumkleideten Siphoneen (die Caulerpen werden sogar meterlang), und es gibt Zellen so winzig klein, daß sie, wie viele Bakterien, kaum mit den stärksten Vergrößerungen deutlich unterschieden werden.

Der wechselnden Art der zellulären Abgrenzung zufolge wird es manchmal zweifelhaft, ob im Gewebe vollständige Zellen oder Zell-fusionen vorliegen. Häufig, vielleicht in der Regel, sind die Proto-plasten angrenzender Zellen durch feine, die Wände durchsetzende Fort-sätze (Plasmodiesmen) verbunden; durch diese Fäden stehen die Proto-plasten zweifellos in Kommunikation; ob man hier wirklich von einer

¹⁾ PFEFFER, 1897, S. 51.

²⁾ Siehe CIENKOWSKY, 1863, S. 327.

Verschmelzung sprechen kann, bleibt freilich ungewiß. Zumeist bewahren die einzelnen Protoplasten, ungeachtet der Plasmodesmen, anscheinend eine recht große Selbständigkeit; nur im Gefäßbündelsystem kommen unzweifelhaft Fusionen vor (s. Kap. 6).

Unsere Definition gilt zunächst für pflanzliche Zellen. Betreffs der Interzellularsubstanz tierischer Zellen siehe z. B. HEIDENHAIN (1907, S. 30). Hier, wie bei O. HERTWIG (1909), ist auch die Frage vom zoologisch-medizinischen Standpunkt aus diskutiert. Da auf die äußere Gestaltung und die Art der Begrenzung gegen die Außenwelt bei der Definition einer Zelle nicht Bezug genommen werden kann, so hat z. B. die Hypothese WIESNERS (1892) vom lebenden Inhalt in der Membran oder die spezielle Beschaffenheit des Periplasten der Flagellaten keine Bedeutung.

Die geschichtliche Entwicklung des Zellenbegriffs wurde vorher (S. 35 ff.) geschildert. Die moderne Auffassung neigt dazu, den Zellenbegriff möglichst weit und unbestimmt zu fassen, um eine für alle Fälle zu gebrauchende, handliche Benennung zu haben. Es wäre wenig verlohrend, den Zellenbegriff aus dieser, man darf sagen ganz bewußten Verschommenheit herauszubringen zu versuchen. Vielfach dürften Spezialtermini vorzuziehen sein. Während der in diesem Buch dargelegte Zellenbegriff sich an die Vorstellungen der allgemeinen Cytologie und Physiologie anschließt, arbeitet die spezielle Pflanzenanatomie mit vielen „Zellentypen“, die sich zu dem generellen Zellenbegriff wie das Beispiel zur Regel verhalten. Dies bedarf ja heute, wo der Entwicklungs-Gesichtspunkt überall herrschend geworden ist, keines weiteren Kommentars.

ARTHUR MEYER (1902, S. 144, 1920, S. 520) hat für eine Gesamtheit von Zellen, die durchaus plasmatisch verbunden sind, den Namen „Selbling“ vorgeschlagen. Das Zusammentreten mehrerer Zellen kann auf sehr verschiedenen Wegen geschehen, und Namen wie Syncytium, Symplasten, Polyplasten usw. sind zunächst in mehr beschreibendem Sinn aufzufassen; man geht hierbei davon aus, daß eine „normale“ Zelle einkernig ist, eine Vorstellung, die jedenfalls diskutiert werden kann. — Es empfiehlt sich wohl in allen solchen zweifelhaften Fällen entwicklungsgeschichtlicher Analyse durch keine zellentheoretische Spekulation das Resultat verschleiern zu lassen.

Der Protoplast ist der Leib der Zelle. Die beiden Begriffe Zelle und Protoplast sind nach der Definition beinahe synonym. Zelle ist die historisch eingebürgerte Benennung; obwohl der Begriff seit dem Durchbruch der Protoplasmatheorie einen neuen Inhalt bekommen hat, wird er immer noch beibehalten, und ist übrigens namentlich in der Botanik unentbehrlich für die Anatomie: Die Gewebe bestehen ja vielfach aus protoplastenlosen Zellen. Überhaupt ist die Wand ein für das Leben und die Bedeutung der pflanzlichen Zellen so wichtiges Akzessorium, daß es uns recht begreiflich erscheint, wenn die älteren Phytomen sie für etwas Wesentliches hielten. Die Wand ist etwas für die Pflanzenzelle durchaus Charakteristisches.

Der Protoplast ist das Lebenssubstrat im weitesten Verstand (vgl. Kap. 11). Wir verschieben auf später die Auseinandersetzung der feinsten Beschaffenheit derselben. Hier sei zunächst hervorgehoben, daß es Protoplasma von mikroskopischer Homogenität gibt. Wir dürfen mit dem Begriff Protoplast nicht gleich die Vorstellung einer besonderen strukturellen oder gar ultramikroskopischen Beschaffenheit verknüpfen (Abschn. II, Kap. 1). Es gibt, wenigstens der Möglichkeit nach, strukturelose Protoplaste. Schon auf einer sehr niedrigen Stufe weist jedoch der lebende Protoplast in der Regel eine morphologische Gliederung auf. Da die morphologische Kompliziertheit der Zelle mit ihrer Spezialisierung für bestimmte ontogenetische Aufgaben bedeutend wächst, ist es zunächst wichtig, das eigentliche Lebenssubstrat oder Protoplasma von akzessorischen Bestandteilen und Einschlüssen zu unterscheiden, die den Charakter von Auflagerungs- und Nährstoffen oder Exkreten haben und die den Stoffwechsel unterhalten oder aus ihm hervorgehen. Dies ist

zurzeit nur möglich betreffs mikroskopisch sichtbarer Teile. Behält man das Wort Protoplast für das eigentliche Lebenssubstrat (Protoplasma) bei, so kann man die Einschlüsse „Metaplasma“ (HANSTEIN, 1868, 1880)¹⁾, „Paraplasma“ (KUPFER), „Deutoplasma“ (VAN BENEDEN) nennen. A. MEYER (1896, S. 212, 1920, S. 30) sagt „ergastische Gebilde“ um „mikroskopisch erkennbare Formelemente der Zelle zu bezeichnen, die in oder an dem Protoplasten völlig neu entstehen können und aus relativ einfachen anorganischen oder organischen chemischen Verbindungen oder Gemengen derselben in gasförmiger, flüssiger oder fester Form bestehen“. Hierher zählen also Stärke, Öl, Aleuron, Oxalate, Gerbstoffvakuolen usw.; die an der Oberfläche des Protoplasten ausgeschiedene Zellhaut wäre auch zu den Protoplasmaprodukten zu zählen, ferner die in Protoplasmasträngen entstehenden Zellulosebalken in der *Caulerpa*-zelle. Außer diesen gröberen Einschlüssen und Produkten sind im Protoplasma Stoffe in Form von sehr feinen Körnern, Tropfen, Fäden oder Waben aufgeschwemmt. Diese Stoffe geben dem Protoplasma seine sichtbare Struktur, aber es hält offenbar sehr schwer zu entscheiden, in welcher Ausdehnung sie Stoffwechselprodukte bzw. Sekrete sind oder inwieweit sie integrierende Bestandteile, bzw. Organe der lebenden Substanz darstellen. Ziehen wir diese Kleinstrukturen (Mikroplasmata)²⁾ ab, so bleibt vom Protoplasma eine farblose und durchsichtige schleimige Grundsubstanz zurück (PFEFFERS Hyaloplasma, HANSTEINS Enchylema), die also die eigentliche lebende Substanz vorstellt (näheres im Abschnitt II.). In ihr kommen häufig durch innere Hautschichten begrenzte Vakuolen vor. Das mit Kleinstrukturen beladene Hyaloplasma wurde von PRINGSHEIM (1854, S. 8), STRASBURGER u. a. Körnerplasma, von NÄGELI Polioplasma (1879, S. 154) genannt. Zumeist unterscheidet man außerdem eine dünne den ganzen Protoplasten umschließende Hautschicht.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß unter den Kleinstrukturen sowohl ergastische Bildungen wie echt plasmatische vorhanden sind. Ich kann nicht A. MEYER (1920, S. 404) beitreten, wenn er überhaupt alle Strukturen des Cytoplasmas unter den ergastischen Bildungen aufführt und also das Lebenssubstrat als das optisch homogene und die hypothetischen „Vitilante“ enthaltende Dispersionsmittel ansieht. Man darf hierbei nicht zu scharf begriffsmäßig vorgehen. Die Frage, was ergastisch und was plasmatisch ist, kann nur im einzelnen Fall experimentell festgestellt werden, auch wenn wir derzeit keine Ahnung von den verfeinerten Analysemethoden haben, die anzuwenden sind, um diesen subtilen Strukturen an den Leib zu gehen. Vorläufig müssen wir uns also darauf beschränken, auf die Möglichkeit hinzuweisen, daß das eigentliche Protoplasma sowohl in optisch homogenem wie in optisch heterogenem Zustand auftreten kann. (Weiteres in Kap. 11 und Abschn. Cytoplasma.) In diesem Handbuch werden die unzweifelhaft ergastischen Gebilde unter einem besonderen Abschnitt behandelt. Übrig bleiben dann die mikroplasmatischen Strukturen, die im Kapitel über feinere Cytoplasmastruktur dargelegt werden. Im Abschnitt Cytoplasma wollen wir auch die gröberen Cytoplasmastrukturen besprechen, die ich unter dem Sammelnamen Cytosomen aufführe (hierher gehören vor allem Mitochondrien, Chondriosomen, Plasomen usw.). Mikro-somen und Cytosomen bilden also zusammen die sichtbare Cytoplasmastruktur. Die Zukunft darf dann ausmachen, wie viel hiervon nur ergastisch, wie viel rein plasmatisch ist.

Das Protoplasma enthält bei fast allen Pflanzenzellen einen oder mehrere Kerne, die zumeist den Charakter eines zähflüssigen, durch

¹⁾ HEIDENHAIN (1907, S. 47f.) versteht unter „Metaplasma“ vorwiegend die Stützsubstanzen der tierischen Zellen. Näheres über die Nomenklaturfragen s. A. MEYER (1920, S. 30 f.).

²⁾ HANSTEIN (1880, S. 9) schlug die Benennung „Mikrosomen“ vor.

eine weiche Membran begrenzten Tropfens haben. Nach STRASBURGERS Vorgang wird die Kernsubstanz als Nucleoplasma (besser Karyoplasma, FLEMING) von dem eigentlichen Cytoplasma (dem Protoplasma der älteren Autoren) unterschieden. Das Karyoplasma ist selten homogen, sondern enthält Kernkörperchen oder Nucleolen (SCHLEIDEN u. a.) in Ein- oder Mehrzahl, und Gerüstsubstanz oder Karyotin¹⁾. Das Karyotin kommt wie die mikropasmatischen Strukturen in wechselnder Konfiguration vor. Zumeist bildet es ein Gerüst mit verdickten Knoten, die man Karyosomen (auch wohl „Prochromosomen“) zu nennen pflegt. (Näheres über die Morphologie des Kerns im Abschnitt Karyologie).

Cytoplasma und Kern bilden zusammen einen vollwertigen Protoplasten. Sie sind die zwei fundamentalen Organe des Protoplasten. Der Kern pflanzt sich nur durch Teilung fort und gleiches gilt höchstwahrscheinlich vom Cytoplasma. Das des Kerns beraubte Cytoplasma ist auf die Dauer nicht lebensfähig und hat jedenfalls die Fortpflanzungsfähigkeit eingebüßt. Auch der isolierte Kern lebt nicht lange²⁾.

Bei höheren Pflanzen enthält jeder Protoplast in der Regel nur einen Kern. Mehrkernige Zellen kommen jedoch nicht selten in gewissen Geweben vor, z. B. dem Plerom der Wurzelspitzen, dem Endosperm, den Milchröhren usw. Bei Siphoneen, vielen Pilzen, Myxomyceten u. a. Thallophyten ist Vielkernigkeit Regel. Aus der Tatsache, daß gewisse stoffliche Beziehungen (eine Art Symbiose) zwischen Kern und Plasma bestehen, hat man gefolgert, daß jedem Kern eine gewisse Wirkungssphäre zukomme. SACHS³⁾ führte den Namen Energide ein, um den Kern mit der von ihm beherrschten Plasmamenge zu bezeichnen: So viele Kerne eine Zelle enthält, aus ebenso vielen Energiden würde sich ihr Protoplast zusammensetzen. Diesem Begriff haftet offenbar etwas Hypothetisches an. Man hat u. a. gegen ihn eingewendet, daß wegen der Plasmaströmung immer neues Plasma in Berührung mit den Kernen kommt (PFEFFER 1897, S. 51). Physiologisch wirken deshalb die vielen Kerne wie ein einziger großer Kern in einer einheitlichen Cytoplasma-masse.

Nur ein vollwertiger, d. h. wenigstens einen Kern enthaltender Protoplast ist ein fortpflanzungsfähiger Elementarorganismus. (Bei autotrophen Pflanzen muß außerdem wenigstens ein Chromatophor vorhanden sein.) Dieser Kern muß bei höheren Pflanzen diploid sein. Haploidekernige Zellen sind zwar, wie Versuche mit tierischen Eiern lehren, unter gewissen Bedingungen zur Teilung zu bringen, die Embryonen haben aber nur begrenzte Lebensfähigkeit. Auf niedrigere Organisationsstufen findet man auch entwicklungsfähige haploidekernige Zellen. Wie viel von dem Cytoplasma oder seinen Kleinstrukturen und Plastiden erforderlich ist, um einen lebensstauglichen Protoplasten darzustellen, ist derzeitig unbekannt. Wird mit Idioplasma (NÄGELI 1884) die die vererbba-

¹⁾ LUNDEGÄRDH (1912, S. 270).

²⁾ Dies kann selbstverständlich nur experimentell entschieden werden; bis jetzt ist es nicht gelungen, isolierte Kerne zum Wachstum und Teilung zu bringen (s. ACQUA, Malpighia, 5, S. 21; VERWORN, Pflügers Archiv, 61, S. 1). Andererseits lehren die Spermatozoiden, daß eine Zelle eine Zeitlang mit sehr wenig Cytoplasma auskommen kann. Dagegen fehlt jeder Beweis dafür, daß aus Cytoplasma Kerne gebildet oder daß Cytoplasma aus der Kernsubstanz regeneriert werden könnte.

³⁾ Physiologische Notizen II und VIII.

Eigenschaften übermittelnde lebende Substanz bezeichnet, so kann man die theoretische Minimummasse einer vollwertigen Zelle Idioplast benennen. Mehrkernige Zellen enthalten demgemäß ebensoviele Idioplaste als Kerne vorhanden sind.

Die Sache läßt sich vielleicht klarer darstellen, wenn man annimmt, daß die erblichen Eigenschaften stofflich an einen Bestand von Trägern (Genen) gebunden sind,

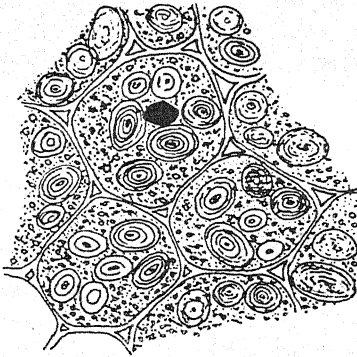


Fig. 14. Schnitt aus dem Kotyledon der Erbse. Ergastische Einschlüsse. Vergr. 240. Nach STRASBURGER.

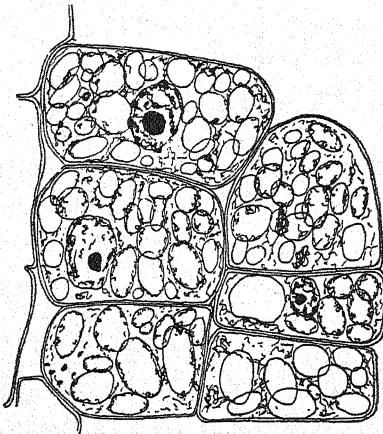


Fig. 15. Zellen aus der Radicula eines Samens von *Vicia faba* nach 3 tägiger Keimung. Große Vakuolen im Cytoplasma, die in dem lebenden Objekt mit ergastischen Stoffen erfüllt sind. FLEMMING-fixierung. Vergr. 1000. Original.

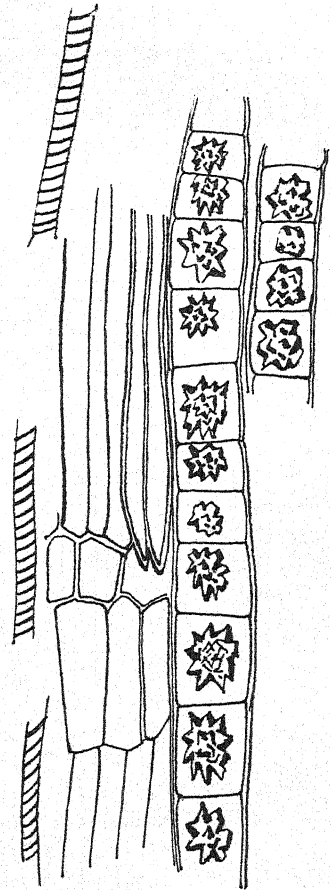


Fig. 16. *Evonymus europaea*. Längsschnitt aus einer Wintertknospe. Kristallführende Zellen (Ca-Oxalat) neben den Leitbündeln. Vergr. 240. Original.

selbstverständlich mit Reservation für die nähere Beschaffenheit dieser Träger (vgl. Kap. 11). Der Idioplast ist dann die Summe der Artgene. Die reale Zelle dürfte nun den Genenstoff in relativ erheblicher Menge enthalten, außerdem wohl Spaltungskörper und Bildungsstufen derselben, kurz gesagt die Bildungsmaschinerie des Genenstoffs und auch die Betriebsmaschinerie, durch welche die Gene die speziellen Vorgänge dirigieren (näheres über die hypothetische Elementarstruktur s. Kap. 11). Der Idioplast verhält sich also zum lebenden und wirkenden Protoplast wie ein verkleinertes Modell.

einer Maschine zur Maschine selbst. Wir können uns den Idioplast so klein denken, daß der Genestoff nur je ein Molekül der verschiedenen Gene enthält. Real möglich ist aber ein Protoplast nur, wenn er eine gewisse Masse besitzt, die auf den Widerstand gegen die vernichtenden Einflüsse der Außenwelt berechnet ist.

Außer Kern und Cytoplasma kommen in Zellen autotropher Pflanzen individualisierte Plastiden (Chromatophoren, Trophoplasten) vor. Dieselben pflanzen sich wahrscheinlich nur durch Teilung fort, sind also wie die Kerne als wahre Organe des Protoplasten anzusehen. Viele Flagellaten, Bacillarien und gewisse andere thallophytische Zellen führen auch Centrosomen. Diese durchlaufen, wie die Kerne, bei der Teilung einen bestimmten Formenkreis. Die Plastiden sind einer ontogenetischen Entwicklung fähig: sie werden zu Stärkebildnern oder Chlorophyllkörpern oder andersartig tingierten Chromoplasten (vergl. Abschnitt „Plastiden“). Möglicherweise kommen noch andere Arten von Plastiden unter den mikropasmatischen Bildungen vor.

Auch das Cytoplasma erfährt während der Ontogenese weitgehende Formveränderungen. Sehen wir von den Strömungen und amöboiden Bewegungen ab, so erfahren die Kleinstrukturen Veränderungen in verschiedenen Altersstadien oder auch ganz transitorisch bei Bedingungsänderungen. Die Konsistenz des Cytoplasmas wechselt sehr. Bei der Teilung und auch sonst treten Strahlungen auf. Bei den Einzelligen erstarrt der Protoplast in charakteristischer Körperform, ferner gehen häufig aus ihm „Organellen“ oder alloplasmatische Gebilde (MEYER¹⁾) hervor, wie z. B. die Cilien. Bei höheren Pflanzen sind alloplasmatische Strukturen nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Die alloplasmatischen Bildungen haben, im Gegensatz zu Kern, Plastiden und Centrosomen, kein Teilungsvermögen. Sie gehören nicht mit zum Begriff Idioplast, sondern treten erst bei der ontogenetischen Spezialisierung auf. Ob der Augenfleck der Flagellaten alloplasmatisch ist oder etwa den Plastiden höherer Pflanzen gleichzustellen wäre, wissen wir noch nicht. Zu alloplastischen Bildungen wäre möglicherweise auch die kontraktile Wand der pulsierenden Vakuolen zu zählen. (Näheres über das Cytoplasma im Abschnitt II.).

Schlußbemerkungen. Mit der obigen Nomenklatur schließen wir uns dem in der Botanik üblich gewordenen Sprachgebrauch an. Man mag mit SACHS gern zugeben, daß das Wort Zelle unglücklich gewählt ist. Aber es mag als gleichsam populäre Benennung des Elementarorganismus beibehalten werden. Der vor zwei oder drei Dezennien durch SACHS angefachte Nomenklaturstreit ist heute geschlichtet. Man hat schließlich eingesehen, daß es sich nicht verlohnt, allzu umständlich über Nomenklaturfragen zu debattieren, da die Forschung jeden Tag neue Tatsachen über den Elementarorganismus beibringt. Die Wörter dienen ja nur dazu, Tatsachen begrifflich darzustellen und gegenwärtig weiß jedermann, daß „Zelle“ etwas anderes bedeutet, als was HOOKE hierunter verstand (vgl. S. 6). In dem Wort Zelle werden auch die nächsten Produkte der äußeren Gestaltungsfähigkeit des Protoplasten mit einbegriffen, ob nun diese durch eine erstarrte Hautschicht, eine Cellulosehaut oder Differenzierungen im Protoplasma realisiert werden. Eine hautlos gemachte Pflanzenzelle wäre eine Zelle, die man eines ihrer charakteristischen Merkmale beraubt hat.

¹⁾ 1896, S. 212.

Es wäre dem im Laufe der Zeit umgebildeten Zellenbegriff zuwider, würden wir SACHS' Benennung „nichtzelluläre“ Pflanzen für z. B. Siphoneen, Phycomyceten adoptieren¹⁾. Diese Pflanzen haben einen zusammenhängenden Protoplast, der erst durch die Hautbildung eine Gestaltungsfähigkeit bekommt. Er ähnelt in dieser Beziehung durchaus den einzelligen Bacillarien oder den in verschiedener Weise geformten Zellen höherer Pflanzen. Die Vielkernigkeit ist in mancher Beziehung vorteilhaft für diese Zellen; ein einziger sehr großer Kern statt der vielen gleichmäßig zerstreuten Kerne würde in Hinsicht auf den Stoffwechsel sicherlich unzweckmäßig sein. Ferner läuft die Zelle nicht so leicht Gefahr, bei Verstümmelung die Kernsubstanz zu verlieren, als wenn sie einkernig wäre. (Näheres im Kap. VII. Bedeutung des zelligen Baues.) In der weitgehenden inneren Arbeitsteilung (s. JANSE 1889) ähneln diese riesengroßen Zellen den komplizierten Protozoen (Infusorien u. a.).

II. Die Bedeutung der morphologischen Gliederung der Zelle

1. Gliederung in Kern und Cytoplasma. Jede Gliederung in Organe steht im Dienst der Arbeitsteilung. So auch in der Zelle. Im Cytoplasma der niedrigst stehenden Pflanzen, der Bakterien und Schizophyceen, denen wir eine recht einfache Funktion zuschreiben müssen, gibt es kaum eine dem Kern höherer Zellen entsprechende Bildung. Soviel geht wenigstens aus den zahlreichen, einander recht widersprechenden Literaturangaben hervor²⁾. Bei den Bakterien hat man färbare, nucleinhaltige Körner nachgewiesen, die als Kerne (A. MEYER 1899) oder „Kernanfänge“ (BÜTSCHLI 1907) gedeutet wurden, aber wegen ihres wechselnden Auftretens mit demselben Recht für Stoffwechselprodukte gehalten werden können (A. FISCHER 1903, S. 8). Es ist gut möglich, daß dem Bakterienprotoplasten ein individualisierter Kern abgeht, daß er eine „Cytode“ (HAECKEL) darstelle und daß die hochkompliziertesten Eiweißkörper, die sonst im Kern untergebracht sind, hier nur als Mikroplasmata auftreten, sofern sie nicht in Lösung gehen.

Auch betreffs der Schizophyceen herrschen verschiedene Meinungen über die Kernnatur des hier in der Mitte der Zelle befindlichen „Zentralkörpers“³⁾. Während eine Anzahl Forscher aus beobachteten Teilungsstadien dieses Körpers ihn für einen primitiven, membranlosen Kern halten, hat A. FISCHER (1905) gezeigt, daß er aus einem Kohlehydrat besteht, das er Anabaenin nennt. FISCHER bezeichnet deshalb die Teilungsstadien als „Kohlehydratmitosen“. Die Diskussion über Bakterien- und Myxophyceenkerne leidet vielfach unter dem Mangel eines zuverlässigen Charakteristikums dessen, was man einen Kern zu nennen hat. Bloße Teilungsfähigkeit ist selbstverständlich kein Kriterium der Kernnatur, da z. B. die Pyrenoide auch durch Teilung vermehrt werden und Selbstteilung übrigens schon bei flüssigen Kristallen beobachtet wird. Besser sind chemische Merkmale; auf Nuclein gibt es leider außer den ganz unzuverlässigen Färbungsreaktionen eigentlich nur die nicht sehr

¹⁾ SACHS 1882, S. 197; GOEBEL (1913, S. 43). SACHS benutzte auch die Benennung Coeloblast für vielkernige Zellen.

²⁾ STRASBURGER (1907, S. 112) und A. MEYER (1912). Abschn. Karyologie.

³⁾ Literatur bei STRASBURGER, 1907, S. 114 f.

scharfe Pepsinreaktion (nach ZACHARIAS soll der Eikern von *Marchantia* überhaupt keine Nucleinreaktion geben). Da wir nach ZACHARIAS¹⁾ keine zuverlässigen Methoden zur Ermittlung der Verteilung von Phosphor und Eisen in der Zelle besitzen, so taugen die diesbezüglichen Reaktionen, die z. B. MACALLUM (1899) und WAGER (1910) an Hefezellen benutzten, nicht als Kernreaktionen. Damit ein nucleinhaltiger Körper im Plasma berechtigt ist den Namen Nucleus zu führen, verlangen wir, daß er sich als unerläßliches Organ der Zelle dokumentiert. Es muß bewiesen werden, daß die Zelle ohne ihn nicht auskommt, daß irgend ein Massenverhältnis zwischen ihm und dem Cytoplasma (Kernplasmarelation) besteht und daß er sich ausschließlich durch Teilung fortpflanzt.

Mit der Aufzählung dieser Kriterien dürfte allerdings noch keine endgültige Charakteristik von dem, was seit ROB. BROWN nucleus genannt wird, erreicht sein. Wir müssen uns auch hier damit begnügen, unsere mangelhaften Kenntnisse in der Phrase, daß der Kern „ein unerläßliches Organ der Zelle ist“, zu verstecken. Einzelne physiologische Merkmale (etwa Oxydationsstätigkeit usw.) reichen wohl auch nicht hin. Sogar wenn es gelingen wird, den sicheren Nachweis zu führen, daß die Chromosomen Genenträger sind, bleibt natürlich die reale Wirksamkeit des Kerns in der lebenden Zelle noch ganz unklar, und man darf wohl auch nicht a priori sagen, daß alles, was Chromosomen genannt wird, z. B. unter den Protisten, den Chromosomen höherer Organismen gleichwertige Dinge sind.

Da den Kernen verschiedenartiger Protoplasten verschiedene Aufgaben im Haushalt des Elementarorganismus zuerteilt sein könnten und da es jedenfalls unbewiesen ist, daß dem Kern schlechtweg gewisse fundamentale Funktionen, wie z. B.

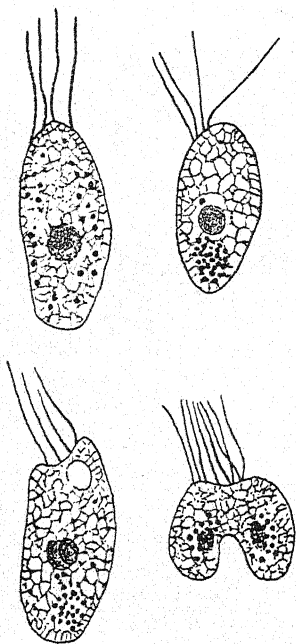


Fig. 17. *Tetramitus* (Flagellat) in Teilungsstadien. Sphäre und „Chromatin“-Körnchen.
Nach CALKINS aus WILSON 1900.



Fig. 18. „Pseudomitose“ in *Anabaena*.
Jodalkohol. Eisenhämatoxylin.
Nach A. FISCHER 1905. Vergr. 2250.

Atmung, zukommen, steht theoretisch nichts im Wege, auch völlig kernlose Zellen als existenzmöglich anzunehmen. Frühere Forscher, wie HAECKEL, nahmen eine ziemlich weite Verbreitung kernloser Organismen (Moneren) an. Auch BRÜCKE²⁾ will in dem Kern keinen wesentlichen und notwendigen Bestandteil des Elementarorganismus sehen. Später hat es sich, durch die Untersuchungen von SCHMITZ (1879) u. a. gezeigt, daß die Zellen der Algen und Pilze (außer Bakterien und Schizophyceen)³⁾ durchgehends mit Kernen versehen sind; die Zahl der angeblich kernlosen Organismen ist immer geringer geworden.

¹⁾ 1909, S. 124, 149. — ²⁾ 1861, S. 397.

³⁾ Die Hefezellen scheinen nach WAGER u. a. nur einen primitiven Kern zu besitzen.

2. Bemerkungen zur Phylogenie des Kerns. Mit der phylogenetischen Entwicklung der Zellen muß selbstverständlich auch die dem Kern zuerteilten Funktion eine Entwicklung durchlaufen haben. Die Chromatophoren übernahmen die Kohlehydratbildung; in dem Kern wurde der Prozeß der Nucleoproteidbildung wahrscheinlich untergebracht (s. Kap. 11). Wie bei Salpeter- und Schwefelbakterien Kohlehydrate ohne Beihilfe von Chromatophoren entstehen, so läßt es sich wohl denken, daß auf einer primitiveren Stufe Nucleoproteide ohne Beihilfe eines Kerns im Cytoplasma gebildet und ausgeschieden werden¹⁾.

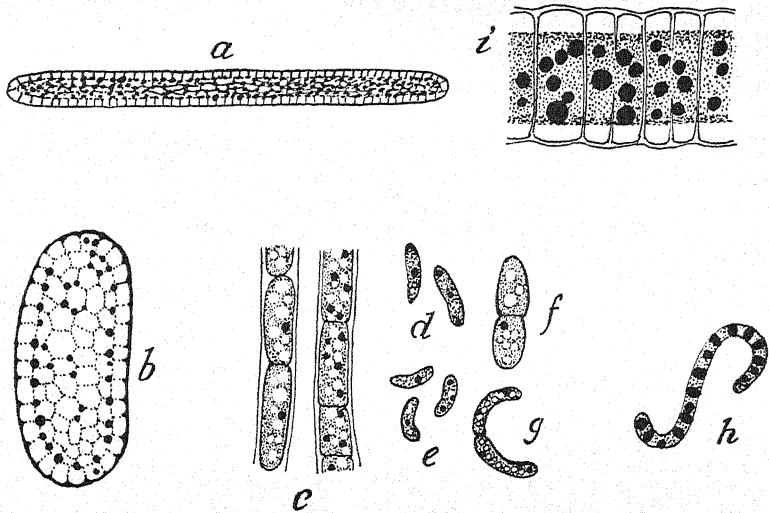


Fig. 19. Beispiele von Zellen ohne typischen Kern. a *Bacillus Bütchlii* nach SCHAUDINN. Vergr. 1000. b *Chromatium* nach BUTSCHLI. c *Chlamydomonas* (Hämatoxylinfärbung). d Typhusbazillen (Methylenblau). e *Vibrio cholerae* (Methylenblau). f *Bacillus Anthracis* (Hämatoxylin). g *Spirillum undula* (Hämatoxylin). h *Spirillum undula* (Jodalkohol und Methylenblau) mit gefärbten Vakuolen. c—h nach FISCHER 1903. Vergr. 2250 (c—f), 1500 (g—h). i *Oscillaria limosa*. Vitalfärbung mit Methylenblau. Vergr. 1000. Nach A. FISCHER 1905.

Der Kern der meisten Organismen ist nun aber sicherlich kein einfaches, nur mit der chemischen Darstellung von Nucleoproteiden be-
trautes Plastid, sondern besitzt eine weitere Organisation und wahr-
scheinlich auch einen recht komplizierten eigenen Stoffwechsel. Wie
sich hier die phylogenetische Entwicklung abgespielt haben mag, darüber
lassen sich nur bloße auf den morphologischen Tatsachen aufgebaute
Vermutungen aussprechen. Was die Chromosomen anbetrifft, die man
als Organellen des Kerns betrachten kann, so sind dieselben bei Pilzen
und Algen zwar nicht so deutlich ausgebildet wie bei höheren Pflanzen,
doch ist zu bemerken, daß die Teilungsbilder bei viel- und kleinchromo-
somigen Zellen selten sauber zu erhalten sind, und daß sie sich bei den

¹⁾ A. FISCHER (1905, S. 118) nimmt aus nicht angegebenen Gründen an, „daß Nucleinsubstanzen auch in den Cyanophyceen vorkommen, aber noch nicht zu besonderen Gebilden herausgeformt, sondern fein verteilt im Cytoplasma sind“. — Tatsächlich wissen wir nicht, ob es Zellen gibt, denen Nucleoproteide ganz abgehen.

Kernen mancher Pilze und Algen wegen ihrer Kleinheit der Beobachtung entziehen. Bemerkenswert ist das Vorhandensein deutlicher Chromosomen bei vielen Protisten. Eine morphologisch verfolgbare Phylogenie der Chromosomen läßt sich kaum herauskonstruieren, obwohl man nicht daran zweifeln kann, daß diese Körper eine Entwicklung hinter sich haben.

Die Zelle der Protisten weist eine große Strukturvariation auf, zu der wir bei Metabionten, namentlich Pflanzen, kein Gegenstück finden. Bei vielen Protozoen scheinen nach den Untersuchungen von R. HERTWIG, SCHAUDINN, RHUMBLER, DOFLEIN u. a. die Kerne in gewissen Entwicklungszuständen in einen Haufen kleiner Körner zu zerfallen (Chromidials substanz nach R. HERTWIG 1902), die im Plasma zerstreut werden und dann wieder zu Kernen zusammengehen können. Den zerstreuten Zustand des Kerns mit den „Nuclein“-Körnern der Bakterien zu vergleichen und hieraus die Kernnatur der letzteren ableiten zu wollen, wie es einige Forscher versucht haben, ist vorläufig nur ein Gedankenexperiment. Die erwähnte Kernzerstäubung der Protisten kann mit einer multiplen Kernteilung verglichen werden, auch bei den Metabionten treten ja die Kernsegmente zeitweilig in das Plasma aus (in der Metaphase). Interessant ist das Verhalten der Flagellate *Tetramitus*, der eine zentrale Sphäre und zerstreute „Chromatin“-Körnchen besitzt. Bei der Teilung gehen die Körner in einen Haufen um die Sphäre zusammen. Ähnliche Verhältnisse scheinen nach Angaben von SCHAUDINN, A. FISCHER u. a. bei der Sporenbildung der Bakterien zu herrschen. Selbstverständlich muß man Vorsicht üben bei der Ausdeutung ähnlicher Erscheinungen als „Kernanfänge“. Die chemische Analyse der Körner steht noch aus. Nebenbei sei bemerkt, daß in der Metaphase bei der Karyokinese vielfache Einschlüsse des Cytoplasmas, z. B. Chromatophoren, Cytosomen („Mitochondrien usw.“) sich bei den Polen ansammeln (s. Abschn. II, Kap. 5).

Die erwähnten Tatsachen lehren, daß man nicht ohne weiteres den aus dem Studium der Metabionten abgeleiteten Kernbegriff auf die Protisten übertragen darf. Andererseits kann man nicht gefahrlos phylogenetische Spekulationen in entgegengesetzter Richtung anstellen, z. B. die Centrosomen und die Kernspindel aus dem Mikronucleus der Infusorien ableiten oder gewisse mikropplastische Bildungen der Metazoenzellen mit dem „Chromidium“ identifizieren, wie dies vielfach versucht wurde. Wenn ich bis zu einem gewissen Grade DOFLEIN¹⁾ zustimme, wenn er sagt, daß „ein Stammbaum der Kernteilung eigentlich ein Unding ist“, so läßt sich andererseits nicht leugnen, daß bei den Metabionten eine minutiösere Zweiteilung des Karyotins zuwege gebracht wird als bei den Protisten, und kein Mensch glaubt wohl, daß das mechanische Prinzip der Karyokinese sich durch einen glücklichen Zufall eingefunden und späterhin behauptet habe. Der sich teilende Nebenkern der Infusorien zeigt eine Längsstreifung und die Fäden werden bei der Durchschnürung der Länge nach halbiert; keine Äquatorialplatte wird gebildet. Ähnlich geht es bei der Teilung der Dinoflagellate *Ceratium hirundella* zu²⁾. Der ruhende Kern zeigt hier eine gleichförmige Netzstruktur mit eingeschlossenen Nucleolen. Bei der Teilung werden nach einem ver-

¹⁾ 1900—1901, S. 29.

²⁾ LAUTÉRBORN (1895).

worrenen Spiremstadium die Kernfäden parallel der Teilungsachse orientiert. Dann beginnt eine Durchschnürung der Fäden im Äquator, wodurch also jeder Tochterkern die Hälfte eines Fadens erhält¹⁾. Ein übereinstimmendes Verhalten des Karyotins beschreibt DOFLEIN (1901) bei *Noctiluca* und *Spirochona*.

Dieser Typus der Kernteilung ist zweifellos primitiver als der Metabiontentypus. Andererseits ist es schwierig, die „verbindenden Glieder“ aufzufinden; und die Mitose aus der Amitose ableiten zu wollen, scheint mir müßlich zu sein. Die Angaben über Längsteilung der Karyotinschleifen bei den Protozoen sind spärlich und unzuverlässig. Andere Einzellige, wie die Bacillarien, weisen eine hoch entwickelte Kernteilung auf. Auch bei den Flagellaten sind deutliche Chromosomen nachgewiesen (*Euglena viridis* nach KEUTEN 1895, *Thylacomonas compressa* nach DOFLEIN²⁾).

Die Phylogenie der Karyokinese ist nichts weniger als klar. Man findet bei den Protisten Beispiele von Spirembildung und sogar von Längsteilung der Kernfäden, ohne daß die Hälften in der Metaphase an verschiedene Pole gehen. Ein sehr buntes Spiel bieten die begleitenden plasmatischen Teilungserscheinungen, die Spindelbildung usw. dar; erinnert sei daran, daß die Spindel intranuclear³⁾ oder extranuclear angelegt wird, daß er mit Centrosomen und ohne solche ausgestattet wird, spitz oder stumpf ist, zweipolig oder mehrpolig sein kann oder endlich ganz fehlt, eine Tatsache, die lehrt, daß mit verschiedenen Mitteln dasselbe Ergebnis erzielt werden kann.

3. Bedeutung der Kernteilung und der Chromosomen⁴⁾. W. ROUX (1883) wies darauf hin, daß die Kernteilung sehr geeignet erscheint, eine genaue Halbierung des Karyotins zuwege zu bringen. Damals glaubte man, daß die Längsspaltung der Chromosomen in ziemlich spätem Spiremstadium oder erst in der Metaphase stattfände und aus der zuerst von PFITZNER (1880) beschriebenen Halbierung der die Chromosomen zuweilen zusammensetzenden Körnchen wurde von WILSON u. a. Forschern die hypothetische Vorstellung entwickelt, daß das Essentielle der Kernteilung in der Spaltung individueller Karyotin („Chromatin“-)einheiten bestände. Spätere Untersuchungen haben aber gezeigt, daß die Chromosomen häufig schon bei der ersten Anlage in der Prophase gespalten sind und daß eine Aufteilung in „Chromomeren“ keineswegs Regel ist. Die Tatsachen berechtigen also eigentlich nur zu dem Schluß, daß das Karyotin eine ausgesprochene Tendenz zu dualistischer Anordnung verrät, wobei die Hälften der in dieser oder jener Weise „gespaltenen“ Chromosomen gleich dick erscheinen.

Schon aus dem Grunde, daß das Karyotin sicher ausgesprochene Qualitätsstoffe enthält, ist die minutiöse Chromosomenspaltung teleologisch begreiflich. Kausal wissen wir nichts über die Chromosomenteilung. Gewisse morphologische Tatsachen scheinen auch dafür zu sprechen, daß die Chromosomen stofflich verschieden sind⁵⁾, aber sie dürften keine absoluten Einheiten darstellen. Die Aufteilung des Karyotins in kürzere

¹⁾ a. a. O., S. 181.

²⁾ (1909), S. 147, Fig. 150.

³⁾ z. B. bei *Achlya polyandra* nach MÜCKE (1908).

⁴⁾ Vgl. Abschn. Karyologie.

⁵⁾ Vgl. die Übersicht bei LUNDEGÅRDH (1912 b, S. 435 ff.).

Stücke kann man als eine Anpassung zwecks Erleichterung und Stabilisierung des Teilungsgeschäfts erblicken. Als Stütze dieser Auffassung kann die Tatsache angesehen werden, daß die Chromosomenzahl im Pflanzenreich zumeist innerhalb ziemlich enger Grenzen schwankt¹⁾. Es liegt kein zwingender Grund vor, mit BOVERI die Chromosomen als individuelle „Organismen“ aufzufassen; ein eigener Stoffwechsel der Chromosomen ist nicht bekannt, außerdem verschwinden sie im Ruhekern als morphologische Individuen, ferner ist ihre Zahl nicht immer absolut konstant. Mit größerem Recht könnte man sie als „taktische d. h. physiologisch bedingte Einheiten“ betrachten²⁾. Daß sie als solche eine bemerkenswerte Selbständigkeit entwickeln, wird durch verschiedene Erfahrungen über abnorme Kernteilung beleuchtet; soweit bekannt, treten in der Prophase gleich viele Chromosomen auf, wie in der vorhergehenden Anaphase in den Kern eingingen. Kerne mit überzähligen Chromosomen sind zumeist größer als normale Kerne und da die Cytoplasmamenge und Zellgröße in einer gewissen Beziehung zur Kerngröße steht, hat man die relative Konstanz der Chromosomenzahl als eine Einrichtung zur Regulierung der Zellgröße betrachtet (WINKLER 1906, 1916, s. Kap. 4). Nach meinen Befunden (1914 a) mit chloralisierten Wurzeln zeigen diploide Kerne eine bedeutend herabgesetzte Teilungsgeschwindigkeit gegenüber diploiden Kernen; die Chromosomenzahl kann folglich auch den Entwicklungsrhythmus erhalten. Demgemäß würde die vor der Geschlechtszellenbildung stattfindende Reduktion der Chromosomenzahl als ein notwendiger Prozeß erscheinen, auch wenn nichts bekannt wäre über die Rolle der Chromosomen als Instrumente der Vererbung.

4. Bedeutung des Kerns für die Cytoplasmfunktionen. Irgendwelche Funktionen der Zelle, deren Übung dem Kern ganz überlassen wäre, kennt man nicht. Die spezielle Tätigkeit des Protoplasten scheint zunächst vom Cytoplasma besorgt zu werden; dieses ist der Arbeiter des Zellenlebens. Inwieweit dem Kern immer oder vorzugsweise eine dirigierende (richtunggebende) Funktion zukomme, wissen wir noch nicht. Aus der Tatsache, daß der Kern an den Orten intensiver Tätigkeit des Cytoplasmas, z. B. dort, wo Wandbildung erfolgt oder Sekrete abgesondert werden, gelagert wird, darf natürlich nicht der Schluß gezogen werden, daß der Kern mit entsprechend speziellen Aufgaben betraut sei³⁾. Überhaupt herrscht die Regel, daß der Kern dorthin bewegt wird, wo das Cytoplasma die größte Masse oder Dichtigkeit be-

¹⁾ Siehe die Zusammenstellung bei TISCHLER (1915, S. 164 f.).

²⁾ Vgl. LUNDEGÄRDH, 1912 b, S. 481 f. Daß der normale Verlauf der Zellteilung auch eine „normale“ Zahl von Chromosomen und eine „normale“ Kerngröße voraussetzt, also nur dann glatt vor sich geht, wenn der Kern diploid ist, zeigen die Versuche von GERASSIMOFF (1904) mit *Spirogyra*, NEMEC (1910) und mir (1914 a) mit chloralisierten Objekten. Zellen mit abnorm hohen Chromosomenzahlen teilen sich langsamer als normale Zellen und erleiden öfters Unregelmäßigkeiten in der Chromosomendistribution, nach GERASSIMOFF fallen die tetradiploiden Kerne sogar spontan in Bruchstücke auseinander, sie sind existenzuntauglich.

³⁾ Es zeugt von fehlerhafter Logik, wenn z. B. HABERLANDT (1918, S. 27) aus der häufigen Lagerung der jungen Chromatophoren um den Kern den Schluß zieht, daß der Kern einen Einfluß auf das Wachstum und die Teilung jener Körper habe. Wie SCHIMPER u. a. gezeigt hat, wird eine Kernlagerung („Systrophe“) der Chromatophoren durch die verschiedensten Eingriffe hervorgerufen (Plasmolyse, Gifte usw.). — In der Cytologie ist es überhaupt vielfach Mode gewesen, aus rein topographischen Verhältnissen auf funktionelle Beziehungen zu schließen (vgl. ZACHARIAS, 1909, S. 238).

sitzt. Bei der Kernteilung wandern ja auch die Chromosomenhälften in die dichteren „Polplasma“ hinein. Die bisher vorliegenden experimentellen Tatsachen, auf die man sich hier allein verlassen kann, zeigen nur, daß verschiedene Funktionen des Cytoplasmas bei Wegnahme des Kerns früher oder später zum Stillstand gebracht werden, ohne daß man einen Einblick in das Kausalverhältnis zwischen Kernfunktion und Cytoplasmafunktion bekommt. Verschiedene Protoplasten verhalten sich aber in dieser Hinsicht verschieden; auch dürften Nachwirkungen des Kerneinflusses vorkommen.

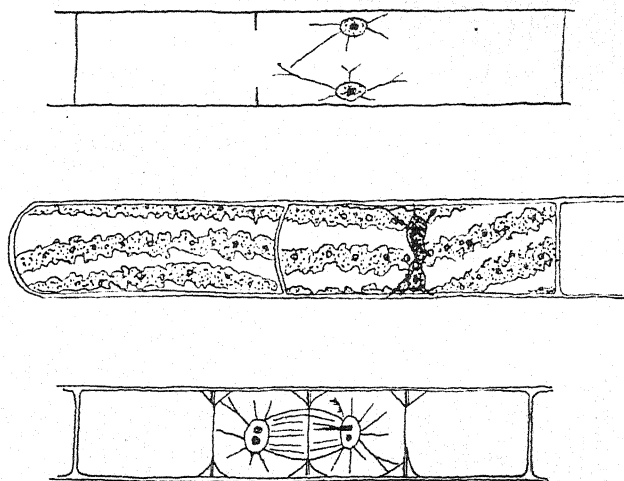


Fig. 20. Kernlose Zellen und Kammern von *Spirogyra*, durch Narkotisierung erzielt. Nach GERASSIMOFF.

Direkte Sektionsversuche sind u. a. mit Amöben angestellt worden. Das kernlose Plasma von *Amoeba proteus* ist nach A. ŠTOLC (1910) reizbeweglich, atmet, frißt und verdaut die Nahrung wie das kernhaltige Stück. Dagegen fehlt die Wachstums- und Teilungstätigkeit. Nach GRUBER (1912) ist die Anwesenheit des Kerns allerdings notwendig für andauernde Nahrungsaufnahme, fortdauernde Beweglichkeit und normale Pulsation der kontraktilen Vakuole. Auch die Schleimsekretion findet außer ihm statt (vgl. HOFER 1889). In kernlosen Zellen von *Spirogyra* und anderen Pflanzen findet Strömung statt¹⁾; *Spirogyra*zellen zeigen auch geringes Wachstum aber haben das Teilungsvermögen verloren und gehen, wie auch die kernlosen Zellen von *Zygnema*, nach einigen Wochen zu Grunde (GERASSIMOFF 1892, 1904, S. 7f., KLEBS 1888). Solche kernlose Zellen sind durch Narkose oder Zentrifugierung während der Teilung erhalten. In den durch Zentrifugierung erhaltenen kernlosen Zellen von *Spirogyra* wachsen nach WISSELINGH (1909) die Chromatophoren; auch das Cytoplasma wird etwas vermehrt.

Die Membranbildung um den isolierten Protoplasten bleibt zumeist aus, wenn der Kern fehlt (KLEBS 1886, 1888). Als Methode wurde

¹⁾ Lit. bei PFEFFER, 1897, S. 44.

Plasmolyse verwendet; in länglichen Zellen zerfällt hierbei der Plasmaschlauch häufig in zwei oder mehrere Teile. Bei lebhaft wachsenden Pollenschläuchen, die in 10% Saccharose kultiviert waren, beobachteten PALLA (1889, 1906) und ACQUA (1891) Zellhautbildung auch an kernlosen Stücken. Auch an verschiedenen anderen Objekten, wie Wurzelhaaren von *Marchantia* und Haaren von *Urtica dioica* wurden von PALLA ähnliche Resultate erzielt. Nach COUPIN (1910) wachsen Wurzelhaare

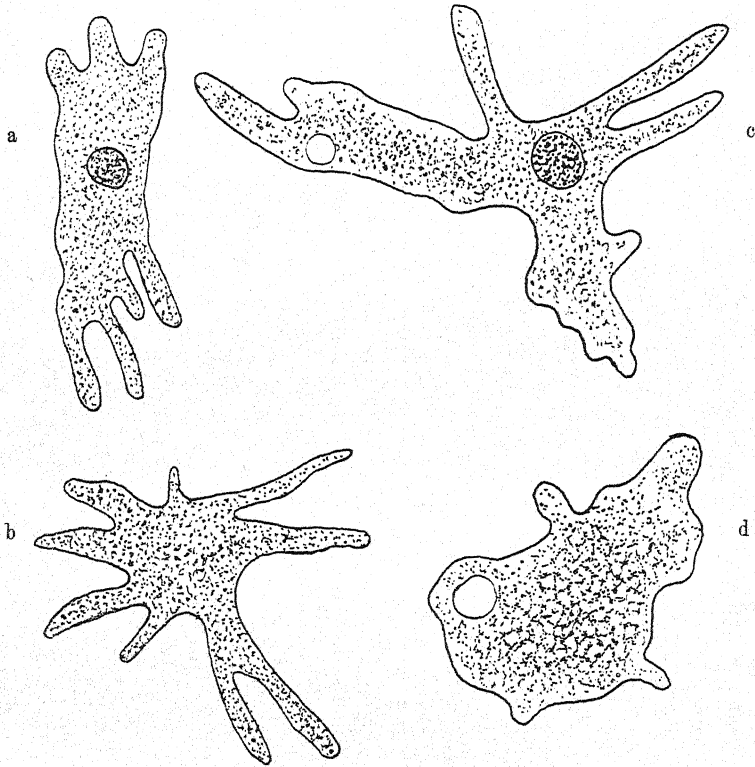


Fig. 21. Eine *Amoeba*, geteilt in eine kernhaltige (a) und eine kernlose Hälfte (b) fünf Minuten nach der Operation; c und d die zwei Hälften nach acht Tagen, jede eine kontraktile Vakuole enthaltend. Nach HOFER aus WILSON 1900.

noch, obwohl der Kern degeneriert ist. Daß es an Objekten, wo die Mitwirkung des Kerns notwendig zur Wandbildung ist, genügt, wenn das kernlose Stück durch einen feinen Plasmafaden mit dem kernhaltigen zusammenhängt, wies TOWNSEND (1897) nach. Solche Plasmafäden verbinden nach TOWNSEND (1897) immer die bei Plasmolyse entstandenen Fragmente des Protoplasten. Um die kernlosen Stücke völlig zu isolieren, müßten verschiedene Kunstgriffe (Druck, elektr. Stöße) angewandt werden. Nach TOWNSEND scheint ein Einfluß seitens des Kerns auch durch Plasmodesmen möglich zu sein.

5. Beeinflussung des Kerns durch das Cytoplasma. Der Kern spielt eine wichtige Rolle als Teilungsorgan der Zelle, indem die

neue Wand bei den höheren und vielen niedrigeren Pflanzen zwischen den Tochterkernen entsteht. Die Ausbildung und Spaltung der Chromosomen und sogar die Separierung der Chromosomhälften sind von dem Cytoplasma unabhängige Vorgänge. Sie finden nämlich auch in Zellen statt, in denen das Plasma durch Anästhetica oder Kohlensäure gelähmt ist (DEMOOR 1894, LUNDEGÅRDH 1914a S. 176). Dagegen ist

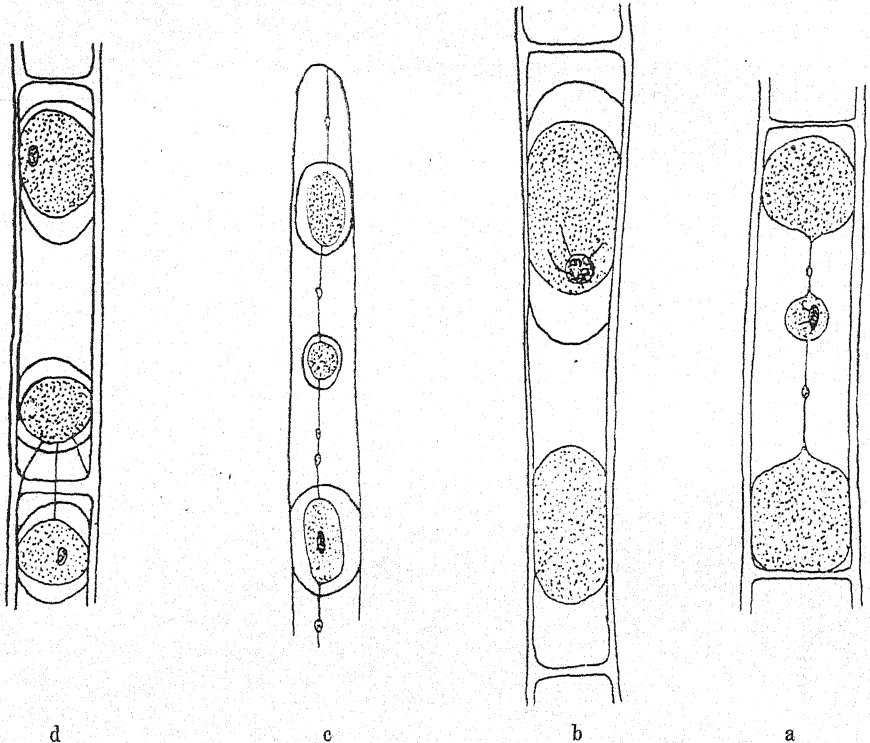


Fig. 22. Einfluß des Kerns auf die Membranbildung. Nach TOWNSEND. a Plasmolyzierte Haarzelle von *Cucurbita*. Plasmaballen durch feine Fäden verbunden. b Haar von *Gaillardia*. Der kernhaltige Teil hat eine Membran ausgebildet. c Wurzelhaar von *Marchantia*. Der Einfluß des Kerns hat sich durch die Verbindungsfäden auf die zwei kernlosen Cytoplasmaballen gestreckt. d *Cucurbita*-Haar. Das kernlose Cytoplasmfragment der unteren Zelle ist durch Plasmodesmen mit dem kernhaltigen der oberen Zelle verbunden und hat demzufolge (?) eine Membran ausgebildet.

zur Durchführung einer vollständigen normalen Kernteilung die Mitwirkung des Cytoplasmas unerlässlich, und zwar aus dem Grunde, weil die auseinandergehenden Chromosomenhälften bei völliger Passivität des Plasmas ganz unregelmäßig zerstreut werden oder auf der Stelle bleiben und zur Entstehung von Kernen mit abnormen Chromosomenzahlen Anlaß geben (LUNDEGÅRDH 1914a). Dieses geschieht auch, wenn im Plasma nur eine Polansammlung auftritt (M. BOVERI 1903). Erst durch eine dizentrische Anordnung des Plasmas wird eine regelrechte Teilung bewirkt (LUNDEGÅRDH 1912b, S. 467, 492). Eine Teilung des Kerns bleibt aus, auch wenn die Chromosomenbildung zunächst fortgeht, wenn das

Wachstum mechanisch gehindert ist, wie in eingegipsten Wurzeln; ähnlich gestalten sich die Verhältnisse in bei hoher Temperatur gehaltenen Wurzeln.

Wie die produktive und namentlich die reproduktive Tätigkeit des Cytoplasmas in starker Abhängigkeit von der Anwesenheit des Kerns steht, so kann auch der Kern ohne Plasma nichts anfangen. Die isolierten Kerne von Pollenschläuchen oder Infusorien, die ACQUA und VERWORN am Leben zu erhalten gelang, zeigten keinerlei Reproduktionerscheinungen. Höchstwahrscheinlich ist der Chemismus der Karyotinsynthese an die Anwesenheit gewisser erst im Cytoplasma produzierter Stoffe gekettet. Überhaupt wird durch Separation von Kern und Cytoplasma anscheinend namentlich die aufbauende Wirksamkeit gestört. Ein morphologisches Zeichen der engen Stoffwechselbeziehungen¹⁾ zwischen Kern und Cytoplasma ist das nach R. HERTWIG mit Kernplasmarelation bezeichnete Gleichgewichtsverhältnis zwischen Kernmasse und Plasmamasse. Dieselbe Tatsache — daß Kerngröße und Zellgröße in einem bestimmten Verhältnis stehen — hat SACHS durch den Begriff Energide ausdrücken wollen. STRASBURGER (1893, S. 97) spricht von einer bestimmten „Wirkungssphäre des Kerns“, eine etwas unklare Ausdrucksweise, da sich der mögliche Einfluß eines Kerns nach den oben zitierten Untersuchungen von TOWNSEND über die Grenzen der einzelnen Zelle erstrecken könnte und theoretisch keine äußere Grenze eines Kraftfeldes sich angeben läßt. Die Kernplasmarelation wechselt mit den Bedingungen, dem ontogenetischen Zustand der Zelle usw., sie äußert sich aber allgemein darin, daß Kernteilung und Zellwachstum in einem gewissen Verhältnis zueinander stehen. Da der Kern, im Gegensatz zur Zelle eine gewisse Größe nicht zu überschreiten vermag, ohne zu zerfallen, so pflegt in außergewöhnlich groß werdenden Zellen die Kernteilung mit dem Zellwachstum gleichen Schritt zu halten, so daß solche Zellen in der Regel mehrkernig sind (z. B. in Embryosäcken, *Nitella*-Internodien, gewissen Sklerenchymfasern, Milchröhren). Es gibt jedoch Ausnahmen; bei den Pflanzen wird übrigens beim Streckungswachstum das Cytoplasma nicht im gleichen Grad wie das Zellvolumen vermehrt.

Die Größe des Kerns und die Menge des Karyotins scheint, wie oben erwähnt, weniger zu bedeuten gegenüber der Zahl der Chromosomen. Die Karyotinmenge variiert sehr, nicht nur in verschiedenen Organen, sondern auch in den verschiedenen Teilen der Vegetationspunkte, und zwar nicht nur in den Ruhekernen, sondern auch bei der Karyokinese.

6. Die Plastiden²⁾. Die wichtigsten unter diesen, die Chromatophoren, sind als kohlehydratbildende Trophoplasten (Leukoplasten, Chloroplasten) sehr verbreitet, aber sie können auch als gelb oder rot gefärbte Chromoplasten ganz andern Zwecken dienen. Unter den Stärkebildnern nehmen die Chloroplasten (Chlorophyllkörper) den wichtigsten Rang ein, insofern als sie einen wesentlichen Teil der synthetischen Tätigkeit der Zelle übernommen haben und die Eingangspforte der Lichtenergie geworden sind. Wie im vorherigen Paragraphen erwähnt, sind die Chloroplasten insofern unabhängig vom Kern, als sie auch in kernlosen Zellen

¹⁾ Daß „dynamische“ oder elektrische Beeinflussungen vom Kern ausgingen, wie HABERLANDT, GERASSIMOFF u. a. behaupten, sind bloße Vermutungen.

²⁾ Vgl. den Abschnitt Plastiden.

(von *Spirogyra* und *Zygnema*) wachsen und Stärke bilden. Sie vermögen auch vom Cytoplasma isoliert eine Zeitlang zu leben und unabhängig von ihm und dem Kern ihre Funktion zu erhalten¹⁾. Ihre Zahl wird durch die Zellgröße geregelt; bei *Spirogyra* findet bei der Zygotenbildung eine Reduktion statt, indem die Chloroplastenbänder der einen Zelle degenerieren (TRÖNDLE 1907); auch ihre Größe scheint von der Zellgröße abhängig zu sein (WINKLER 1916).

Durch die Absonderung besonderer, die Kohlehydratbildung und Aufspeicherung besorgender Organe hat die Zelle wichtige Vorteile erreicht. Ich möchte besonders auf die Beziehungen zum Licht hinweisen. Da

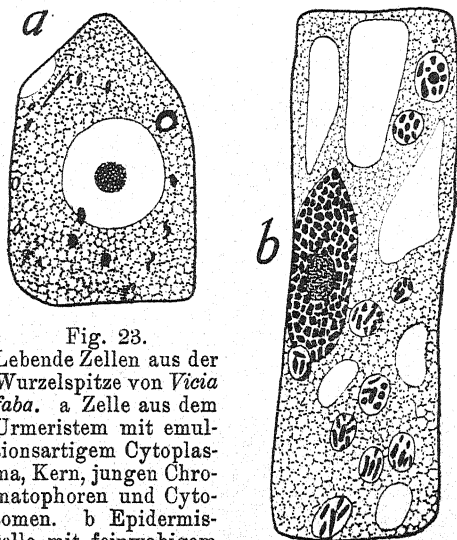


Fig. 23.
Lebende Zellen aus der Wurzelspitze von *Vicia faba*. a Zelle aus dem Urmeristem mit emulsionsartigem Cytoplasma, Kern, jungen Chromatophoren und Cytoplasten. b Epidermiszelle mit feinwabigem Cytoplasma, Kern, Vakuolen und fertigen Leukoplasten, die stäbchenförmige Stärkekörner in zitternder Molekularbewegung enthalten. Vergr. etwa 3500. Nach LUNDEGÄRDH 1910.

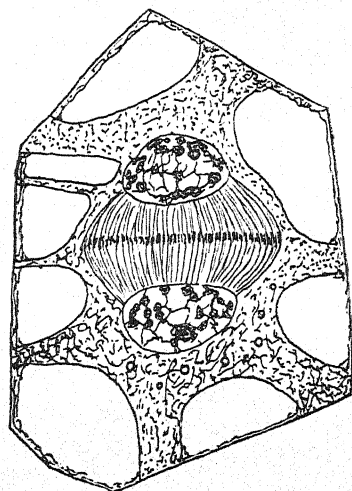


Fig. 24. Zelle aus der Samenanlage von *Orchis maculata* mit Kern in Telophase. Phragmoplast im ersten Stadium der Wandanlage. FLEMMINGfixierung. Vergr. 1000. Original.

die Lichtstrahlen, namentlich die kurzwelligen eine schädliche Einwirkung auf das Cytoplasma haben, wirkt die Aussonderung eines besonderen, den lichtabsorbierenden Farbstoff tragenden beweglichen Stromas indirekt schützend auf das übrige Cytoplasma, das wegen seiner Farblosigkeit die meisten Strahlen durchlassen kann. Ferner hat namentlich in mehrschichtigen Geweben die Aufteilung der Chloroplastenfunktion auf mehrere kleine, phototaktische Körper vielleicht eine Bedeutung für die gleichmäßige Ausnützung des Lichtes, namentlich wenn man das Bewegungsvermögen derselben in Betracht zieht. Bei diffuser Verteilung des Chlorophylls würde ja eine Einstellung auf verschiedene Intensitäten und Richtungen des Lichts nur durch Bewegung des ganzen Blattes möglich sein.

Das die Stärkekörner umhüllende Plastidenstroma übt außerdem wohl eine chemisch-physiologische Schutzwirkung aus; die Kohlehydrate

¹⁾ KNY (1897), EWART (1898).

könnten offenbar leicht beliebig ausportioniert werden, wenn die Plastiden eine semipermeable regulierbare Haut hätten, bezw. das Stroma (eine sichtbare Haut gibt es meistens nicht¹⁾) als Ganzes semipermeabel wäre. Durch Einschluß der Stärke hinter einer semipermeablen Wand würde die Zelle ein Mittel zur Abstufung des Stoffwechsels besitzen.

Ob auch anderen Zwecken dienende Plastiden in der Zelle vorkommen, wissen wir nicht mit Sicherheit. Recht zweifelhafte und jedenfalls unvollständig untersuchte Dinge sind „Elaioplasten“, „Proteinoplasten“, „Proteosomen“, „Nematoplasten“ u. a. m., was erst später geschildert werden wird (s. Abschnitt II). Diese Bildungen dürften eher zu den ergastischen oder möglicherweise z. T. zu den alloplasmatischen Dingen zu rechnen sein. Daß noch weitere, bisher der Forschung entgangene plasmatische Organe existieren, läßt sich selbstverständlich nicht a priori leugnen, ebenso wenig wie es sich leugnen läßt, daß z. B. die Chromosomen aus noch kleineren Einheiten beständen. Aber die Möglichkeit ist nicht sehr wahrscheinlich, wie u. a. aus dem Umstand erhellt, daß die sichtbare Plasmastruktur erheblichen Schwankungen unterworfen ist. Man kann einwenden, daß die Chromatophorenanlagen in den Embryonalzellen winzig klein zu sein pflegen — sie üben jedoch ihre Funktion nicht aus, ehe sich ihre Masse erheblich vermehrt hat. Unsere Vorstellungen über die sichtbare Organisation des Cytoplasmas dürfen jedenfalls nicht durch Hypothesen über Lebenseinheiten u. dergl. influert werden. — Über die bei Pilzen u. a. beschriebenen und von gewissen Seiten als Plastiden gedeuteten Bildungen wird erst in Abschnitt II die Rede sein.

7. Die alloplasmatischen Bildungen. Zur Ausführung mehrerer der Aufgaben des Cytoplasmas genügt seine gewöhnliche „amorphe“ Beschaffenheit nicht, sondern es entstehen besondere, den augenblicklichen Bedingungen angepaßte Organe und Strukturen, die nach Vollbringung ihres speziellen Zweckes, dann wieder verschwinden. Als Beispiel eines solchen ephemeren Plasmaorgans mag der Phragmoplast genannt werden, der mit der Aufgabe betraut ist, die Anlage der Scheidewand zwischen den Kernen zu vermitteln²⁾. Übrigens kann wohl auch die sogen. primäre Zellplatte, die aus zusammenfließenden, aus dem Plasma eingewanderten Tröpfchen bestehen dürfte, und in welcher die dünne Cellulosehaut ausgeschieden wird, als eine alloplasmatische Bildung betrachtet werden. Vielleicht kann man die bei der Karyokinese auftretende Spindelfigur hierher rechnen. Die Centrosomen dürften ebenfalls vielfach bei jeder Kernteilung neu entstehen. Sonst gehören sie wohl den echten Plasmaorganen zu, obwohl sie in ausgewachsenen Zellen funktionslos geworden sind (Abschn. II, Kap. 6, sowie Abschn. Karyologie).

Für die Ausbildung besonderer Wandskulpturen werden im Cytoplasma wichtige Vorarbeiten getroffen; in der Regel dürfte die Wandskulptur nur den in einem festeren Material entstandenen Abdruck einer besonderen Anordnung in den peripherischen Schichten des Cytoplasmas vorstellen. Ähnliches gilt von der Entstehung der Pollenexine, der Elateren der Myxomycetensporangien, der merkwürdigen Wandbildung der Ascussporen usw., obwohl es sich hier um besondere Vorstrukturen („Matrizen“) im Protoplasma handelt.

¹⁾ Vgl. KÜSTER (1904, S. 221). Über das „Peristromium“ s. SENN (1908, S. 298).

²⁾ Vgl. LUNDEGÅRDH (1912, S. 477 ff.) und Kap. 5, Abschn. II.

Eine scharfe Grenze zwischen alloplasmatischen Bildungen und Mikroplasmata läßt sich offenbar nicht ziehen, da das Cytoplasma an sich häufig inhomogen ist. Die Mikroplasmata, d. h. die sichtbaren Plasmastrukturen, dürften vielfach eben zwecks Erfüllung der verschiedenen an sie im Zellenleben gestellten Anforderungen geschaffen sein. Die Wabenstruktur erhöht beispielsweise die innere Reibung und ist ein Mittel zur Formerhaltung. Schon die Anordnung der Plasmastränge kann bestimmten Aufgaben dienlich sein, wie die *Caulerpa*-Zelle und der Embryosack von *Pedicularis* lehren: Hier werden ja Cellulosebalken in den Strängen ausgeschieden und namentlich bei *Caulerpa* spielt deshalb die Lage und Anordnung der Stränge eine entscheidende Rolle für die mechanische Festigkeit.

Neben den geschilderten mehr vergänglichen, die ontogenetisch wechselnden Ansprüche des Zellenlebens erfüllenden alloplasmatischen Bildungen kommen auch solche von größerer Dauerhaftigkeit vor. Unter ihnen nehmen die Hautschichten eine Sonderstellung ein. Sie sind ja für den gesamten Stoffaustausch und also für das Leben des Elementarorganismus überhaupt unentbehrliche Organe, die sich aber von den echten Organen dadurch unterscheiden, daß sie nicht durch Teilung vermehrt, sondern nach Bedarf aus dem Cytoplasma neugebildet werden. Die Zusammensetzung und feinere Struktur der Hautschichte wechselt wohl je nach ihrer Funktion.

Als alloplasmatische Strukturen, die den in der Tierzelle für bestimmte ontogenetische Aufgaben ausdifferenzierten Muskel- und Nervenfasern an die Seite zu stellen sind, wären endlich die Geißeln freibeweglicher Pflanzenzellen zu nennen. Diese haben eine ziemlich selbständige Tätigkeit, die allerdings von der Zelle aus reguliert wird. In eine Reihe mit den Geißeln sind die nur bei niederen Organismen vorkommenden kontraktile Vakuolen zu stellen. Ob kontraktile oder reizleitende Strukturen im Cytoplasma oder der äußeren Hautschicht vorkommen, ist nicht mit Sicherheit bekannt (vgl. Abschnitt II, Kap. 3, 6).

III. Lagerungs- und Symmetrieverhältnisse in der Zelle

Die Organe der Zelle haben zumeist eine charakteristische gegenseitige Lage, die man bei den verschiedensten Arten wiederfindet. Interessant sind auch die Veränderungen der normalen Lagerung durch äußere oder innere Bedingungsänderungen. Eben die Lagerungs-

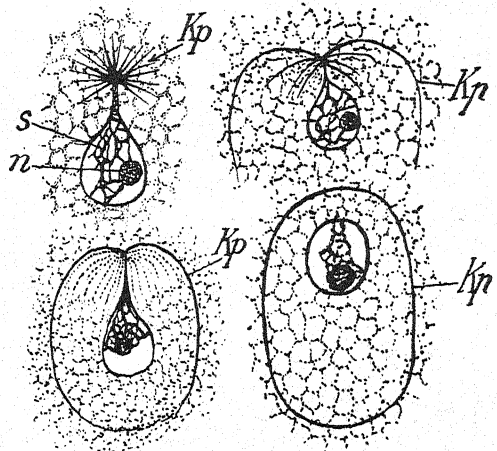


Fig. 25. Aufeinanderfolgende Stadien der Abgrenzung einer Spore im Ascus von *Erysiphe communis*. Nach HARPNER aus STRASBURGER. Vergr. 1000.

verhältnisse der Organe lehren, daß die Morphologie der Zelle von anderen Gesichtspunkten geleitet sein muß als die Anatomie des ganzen Pflanzenkörpers, dessen Organe zwar nicht ganz unabänderlich sind, wo aber die Reaktionen auf äußere Eingriffe oder innere Bedingungsänderungen zumeist erst auf umständlichen Wegen und unter Beihilfe bedeutender Neubildungen ablaufen. Diese Unterschiede im Bauplan des Gesamtkörpers und des Elementarorganismus, über deren Zweckmäßigkeit und allgemeine biologische Bedeutung manches gesagt werden kann, beruhen darauf, daß das Plasma mehr oder weniger flüssig ist oder jedenfalls den Aggregatzustand ohne Schwierigkeit beliebig verändern kann und also sehr weitgehende Umlagerungen ohne Nachteil zuläßt, während ja der Gesamtorganismus ein starres Gerüst aus zumeist verdickten Zellwänden besitzt, die nicht ohne weiteres wieder aufgelöst oder formbar gemacht werden können. Die Pflanzen sehen, obwohl eine „Umkehrbarkeit“ der ontogenetischen Differenzierungen wohl in einzelnen Fällen

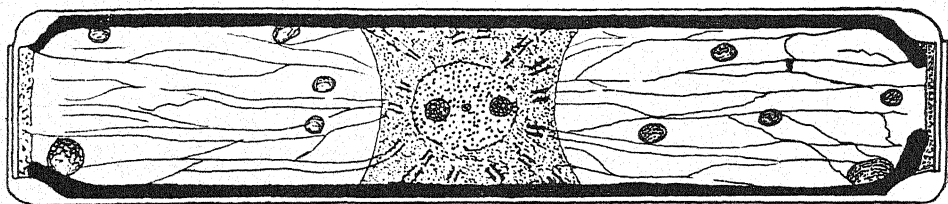


Fig. 26. Optischer Querschnitt durch *Pinnularia major*. Chromatophoren wandständig. Kern im Zentrum in einer medianen Cytoplasmabrücke. Im Cytoplasma Fäden, „Doppelstäbchen“ und Öltropfen. Nach LAUTERBORN 1896.

konstatiert wurde, zumeist von Änderungen der fertigen Organe ab und suchen sich durch Bewegungen oder Neubildungen, sowie durch Fortpflanzung aus der Bedrängnis ungünstiger Bedingungen zu helfen.

1. Normale Lagerung im Protoplasten. Die Lagerung der Protoplastenorgane bei Abwesenheit einseitiger Beeinflussungen richtet sich nach dem physiologischen Zustand sowie nach der Form der Zelle. Bei symmetrischer Zellform wird die Lagerung der Organe zumeist auch symmetrisch. Am schönsten beobachtet man dies bei den Einzelligen, z. B. Diatomeen, Conjugaten usw.

Der Zellwand liegt immer eine mehr oder weniger mächtige Schicht von Cytoplasma an (Wandschicht, Protoplasmaschlauch). Das Zellinnere wird von dem Zellsaftraum eingenommen, der jedoch bei den Embryonalzellen fehlt oder durch kleinere Vakuolen ersetzt wird. Wenn ein einziger Zellkern vorkommt, pflegt er die Zellmitte einzunehmen, und wird dabei in saftreichen Zellen von einer durch Fäden mit dem Wandplasma verbundenen Cytoplasmaportion (HANSTEINS „Kerntasche“) umgeben (z. B. bei *Spirogyra*, den Haarzellen von *Tradescantia*); in der Diatomeenzelle nimmt er die Mitte einer die Längsseiten verbindenden Plasmabrücke ein. Sind mehrere gleich große Zellkerne vorhanden, so zeigen sie eine gleichmäßige Verteilung im Wandbeleg oder, bei fehlendem Saftraum, in der ganzen Zelle. Man beobachtet dies bei *Vaucheria*, *Cladophora*, in den Pilzhypen, im Embryosackwandbelag, in den Milchröhren usw.

Die Chromatophoren pflegen im funktionierenden Zustande peripher gelagert oder in Form von Platten im Innern suspendiert zu sein. Ihre Verteilung ist schön symmetrisch, wie ein Blick auf jede Diatomeen-, Desmidiaceen- oder Conjugatenzelle lehrt.

Welches die Kausalursachen der Zellsymmetrie sind, wissen wir nicht¹⁾. Derzeit sind nur Zweckmäßigkeitserklärungen möglich, z. B. betreffs des Verhaltens der Chloroplasten, deren Form und gleichmäßige Verteilung an der Oberfläche oder, wie bei *Closterium*, *Mesocarpus* u. a., im Zellinnern im Dienst der Lichtausnützung steht. Daß der Kern zumeist eine Lage einnimmt, von wo er das ganze Protoplasma gleich-

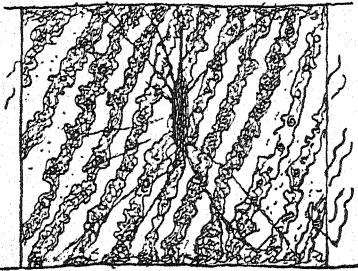


Fig. 27. Zelle von *Spirogyra majuscula*. Chromsäurefixierung. Vergr. 230.

Nach STRASBURGER 1880.

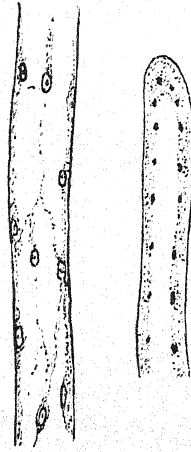


Fig. 28. {Hyphen von *Saprolegnia ferax*. Links ausgewachsene

Hyphe, rechts Hyphenspitze. Kerne im Wandbelag gleichmäßig verteilt. Alkoholfixierung. Vergr. 540.

Nach STRASBURGER 1880.

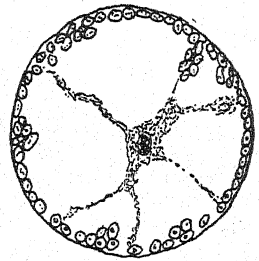


Fig. 29.

Eremosphaera. Kern im Zentrum. Chromatophoren gleichmäßig im Wandbelag verteilt.

Nach MOORE aus OLT-MANN'S 1904.

mäßig zu „beherrschen“ scheint, vereint sich gut mit den experimentell gewonnenen Vorstellungen über seine Wichtigkeit für den plasmatischen Stoffwechsel. Die Mittel, durch welche die zentrale Lage des Kerns erhalten wird, lassen sich nur vermutungsweise angeben. Man könnte an eine geotaktische Reizbarkeit²⁾ denken, wahrscheinlicher wären wohl aber chemotaktische Beziehungen zum Plasma. Dieses dürfte an der Peripherie und im Zentrum stoffliche Verschiedenheiten aufweisen (man denke an den lebenswichtigen Austausch mit dem Außenmedium); der Kern würde sich dann so einstellen, daß er auf allen Seiten ähnlich affiziert wird. Man könnte auch an negativ chemotaktische Beziehungen

¹⁾ Die Bestrebungen einzelner Forscher, wie BERTHOLD (Protoplasmamechanik 1886, Kap. IV), dieselbe physikalisch begreiflich zu machen, sind jedoch immer sehr wertvoll.

²⁾ NĚMEC (1910, S. 139) glaubt Geotaxis des Zellkerns durch Zentrifugversuche nachgewiesen zu haben. Vgl. auch HEINE (1885).

zwischen Kern und Hautschicht denken (vgl. NĚMEC 1910, S. 138). Endlich wären chemotaktische Beziehungen zwischen Kern und Chromatophoren denkbar; die Plasmafäden, die bei *Spirogyra* die Kerntasche in der Mitte des Safttraumes schwebend halten, setzen bekanntlich an denjenigen Stellen der Chlorophyllbänder an, wo die Pyrenoide ihren Platz haben; in chloroplastenlosen Zellen nimmt auch nach VAN WISSE-LINGH (1908) der Kern eine einseitige Lage ein. Nach SENN scheint häufig eine Attraktion zwischen Kern und Chromatophoren zu bestehen (SENN 1908, S. 254 f.; SCHMITZ 1882, S. 23).

In langgestreckten Zellen pflegt der zentralstehende Kern meist in der Längsrichtung ausgezogen zu sein, er wird ellipsoidisch, spindelförmig, kann sich sogar fadenartig verlängern (SMOLÁK 1904, MOLISCH 1901). Besitzt die Zelle zwei Kerne, lagern sich diese einander gegenüber in die Längs- oder Querachse, wie z. B. GERASSIMOFF (1900, S. 234; 1892, S. 51) in durch Chloroformieren oder Kälte zweikernig gemachten *Spirogyra*- und *Zygnema*-Zellen gefunden hat.

Die Symmetrie im Zellinnern richtet sich, wie gesagt, nach der Zellform. Isodiametrische Zellen pflegen radiärsymmetrisch zu sein, wie dies besonders schön bei den kugeligen Algen *Halosphaera* (mehrkernig)¹⁾ und *Eremosphaera* (einkernig)²⁾ und bei *Equisetum*-Sporen zu beobachten ist. Die letzteren enthalten nach BERTHOLDS (1886, S. 13) Beschreibung einen zentralen Kern, umgeben von einer dünnen mit stark lichtbrechenden, dunklen Körnchen durchsetzten Plasmalage; darauf folgt eine ziemlich dicke Schicht von kugeligen Chlorophyllkörpern und zu äußerst schließlich eine dünne Schicht hyalinen Plasmas, das mit kleinen Tröpfchen einer zähflüssigen Masse erfüllt ist.

In anders geformten Zellen werden die Teile nach anderen Symmetriegesetzen gelagert, wie ein Blick auf die Diatomeen, die Zellen von *Zygnema* mit ihren zwei Chloroplastensternen usw. zeigt; wir brauchen um so weniger auf die spezielle Konfiguration des Protoplasten einzugehen, als die relative Lage der Organe zueinander und im Verhältnis zur freien Zelloberfläche hierdurch nicht beeinflusst wird. Daß mit der Zellform auch die Lage der Organe, namentlich des Kerns verändert wird, hat GERASSIMOFF³⁾ experimentell bewiesen. Durch unvollendete Scheidewandbildung entsteht zuweilen neben der ursprünglichen Zelle eine kernlose Kammer. Die ursprünglich zentrale Lage des Kerns wird dann verschoben, indem von der Kammer offenbar eine anziehende Wirkung ausgeht.

Die Symmetrie ist wohl der Ausdruck eines physiologischen, durch verschiedene Mittel erhaltenen Gleichgewichts zwischen den Organen, und man kann sicher behaupten, daß die Symmetrie für den gegenseitigen Stoffaustausch, für die Stoffbilanz das vorteilhafteste Bauprinzip ist. Ein ausreichender allseitiger Austausch z. B. zwischen dem Kern und Teilen des Cytoplasmas kann aber sicher auch bei einseitiger Lagerung des ersteren stattfinden, wie u. a. die dünnsten *Spirogyra*-Arten lehren, wo, im Gegensatz zu dem Verhalten der breitzelligen Arten, der Kern im Wandbelag, also einseitig, gelagert ist⁴⁾. Auch in den ziemlich großen

¹⁾ SCHMITZ, 1880.

²⁾ MOORE, 1898.

³⁾ 1900, S. 226.

⁴⁾ GERASSIMOFF, 1900, S. 224.

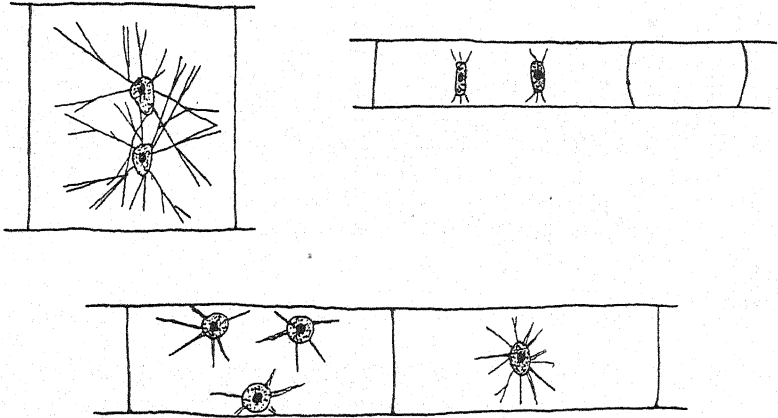


Fig. 30. *Spirogyra*-Zellen mit einem, zwei und drei Kernen in symmetrischer Lagerung. Nach GERASSIMOFF.

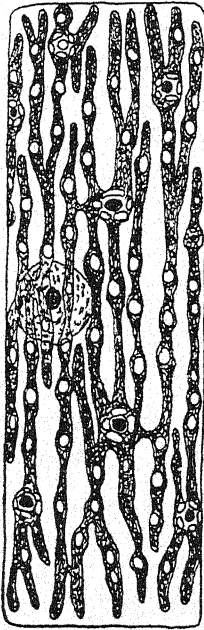


Fig. 31. Zelle von *Oedogonium* spec. Seitlich stehender Kern, gelappter Chromatophor mit Pyrenoiden. Pikrinsäurefixierung. Vergr. 800. Nach SCHMITZ 1882.

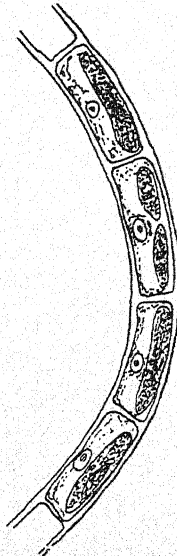


Fig. 32. *Hormidium* spec. nach KLEBS aus OLTMANN'S 1904.

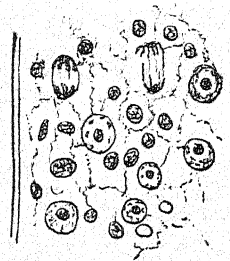


Fig. 33. Stück einer *Chladophora*-Zelle mit im Cytoplasmawabenwerk gleichmäßig verteilten Kernen und Chromatophoren. Chromsäurefixierung. Vergr. 540. Nach STRASBURGER 1880.

und breiten Zellen von *Oedogonium tumidulum* ist der abgeflachte Kern dem protoplasmatischen Wandbelag anliegend¹⁾. Dessenungeachtet haben die Zellen im übrigen völlig symmetrischen Bau. Bei der Ulotrichacee *Hormidium nitens* liegen in den zylindrischen Zellen der Chromatophor und der Kern einander gegenüber (KLEBS 1896). Unter Umständen sind also die intrazellularen Bedingungen von der Beschaffenheit, daß auch bei regelmäßiger Zellform der Inhalt eine ungleichmäßige Verteilung zeigt. Jedoch treten diese Fälle, wenigstens was die Chromatophoren anbelangt, an Zahl hinter den symmetrischen zurück²⁾.

Die gegenseitige Lage der Protoplastenorgane wechselt sehr mit dem physiologischen und ontogenetischen Zustand der Zelle, und hierdurch entstehen Umlagerungen im Zellinhalt. In den von NĚMEC (1910, S. 121, 417) untersuchten normal mehrkernigen Zellen einiger Euphorbiaceen rücken die Kerne zueinander in die Zellmitte und können hier später zu einem Riesenkern verschmelzen. Sobald sie sich aber zur weiteren Teilung vorbereiten, weichen sie auseinander und verteilen sich gleichmäßig in der Zelle. Nach erfolgter Teilung nähern sie sich wieder einander. NĚMEC führt die gleichmäßige Verteilung der Kerne in dem Cytoplasma auf eine hypothetische Repulsion zurück, die von ähnlicher Art sein könnte wie die Abstoßung der Chromosomenhälften voneinander in der Metaphase³⁾. Schon GERASSIMOFF (1900) hat sich der Annahme einer gegenseitigen Repulsion bedient, um die streng gesetzmäßige (symmetrische) Lagerung der Kerne in *Spirogyra*-Zellen zu erklären. Außer dieser hypothetischen Repulsion sehen sich die erwähnten Forscher veranlaßt, Beziehungen zwischen den Kernen und dem Plasma anzunehmen, denn sonst würden die Kerne ja so weit auseinander getrieben, als die Raumverhältnisse der Zelle zuließen, also der Hautschicht angenähert, was nicht mit den tatsächlichen Verhältnissen übereinstimmt. NĚMEC glaubt sogar, daß der Kern nicht von der Hauptmasse des Cytoplasmas beeinflusst werde, sondern nur von der Hautschicht und die Beziehungen zwischen Zellenform und Kernlage will er aus einer Repulsion zwischen Hautschicht und Kern erklären. Die Zentrifugalversuche, durch welche er zu dieser Annahme geleitet wurde⁴⁾, erscheinen mir aber nicht hinreichend beweiskräftig, da geotaktische Erscheinungen hier mitspielen könnten. Immerhin ist es unverkennbar, daß die Kernlage von der Zelloberfläche irgendwelche taktische Impulse empfängt, und da außerdem seit HANSTEIN (1880, S. 12), TANGLE (1885) u. a. bekannt ist, daß der Kern sich unabhängig vom Plasma bewegen kann, so verliert die sog. HERTWIGsche Regel etwas die Bedeutung, die ihr von ihrem Urheber beigelegt wurde⁵⁾. Denn obzwar nicht geeignet werden kann, daß der Kern häufig „die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen sucht“, wie sich HERTWIG ausdrückt, so ist dies keineswegs immer der Fall, und es muß für jeden einzelnen Fall angegeben werden, mit welchen Teilen des Plasmas er für den Augenblick in solchen Beziehungen steht, daß hierdurch seine Lage bestimmt wird. Denn es kann sehr wohl eintreffen, und kommt auch tatsächlich vor, daß die

¹⁾ STRASBURGER, 1880, S. 190.

²⁾ Hierbei natürlich isotrope äußere und innere Bedingungen vorausgesetzt.

³⁾ NĚMEC, 1910, S. 419.

⁴⁾ 1910, S. 142, 412.

⁵⁾ O. HERTWIG, 1909, S. 246.

Lage des Kerns nur durch einen Teil seiner gesamten „Wirkungssphäre“ bestimmt wird. Übrigens ist das Wort „Wirkungssphäre“ hier nur geeignet zu verwirren, da die vom Kern ausgehenden stofflichen oder energetischen Beeinflussungen sich ohne Zweifel recht weit über den Bezirk erstrecken könne, der ihr durch die morphologische Abgrenzung zugemessen zu sein scheint.

Was für eine Kraft die gegenseitige Repulsion der Kerne bestimmt, bleibt vorläufig unbekannt. Sichere Belege für eine chemotaktische Beeinflussung (etwa nach Art der Amöben) gibt es nicht. Auch die von GERASSIMOFF ausgesprochene Hypothese einer elektrischen Ladung, durch welche selbstverständlich eine Repulsion unschwer erklärt würde, entbehrt des sicheren Beweises. Denn als einen solchen kann ich die von PENTIMALLI¹⁾, MC. CLENDON u. a. gemachten Versuche noch nicht betrachten. Die Repulsion scheint mit der Kernmasse — d. h. wohl eigentlich der Chromosomenzahl — zu steigen: Wenn in einer Zelle große und kleine Kerne zusammen vorkommen, pflegen die großen Kerne von einer größeren Plasmamasse umgeben zu sein, wie dies aus folgenden von NĚMEC (1910, S. 114) angestellten Messungen an der Endospermanlage von *Colutea arborescens* erhellt:

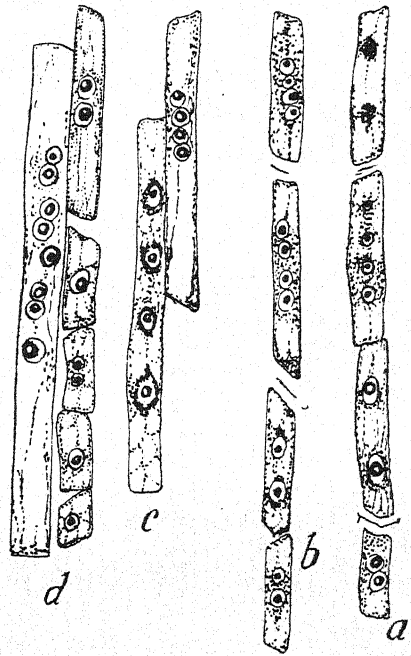


Fig. 84. Vielkernige Zellen der Gefäßanlagen in der Keimwurzel von *Ricinus communis*. Nach NĚMEC 1910.

Durchmesser der Kerne (von der Fläche betrachtet) in μ	Distanz zwischen den Nachbarkernen in μ
67 \times 67	135
40 \times 40,5	94,5
24 \times 22	67,5
13,5 \times 14	32,4
10,8 \times 10,8	21,6

Die gleichmäßige Verteilung der Kerne kann in besonderen Fällen verschwinden, z. B. in den alternierenden Zellen der *Heterodera*-Gallen²⁾, bei Degeneration des Protoplasmas usw.

2. Umlagerungen bei Funktionsänderung. Die namentlich bei den Algen in vegetativen Zellen hervortretende charakteristische Lagerung des Inhalts wird bei der Bildung von Fortpflanzungszellen

¹⁾ 1909, S. 450. PENTIMALLI schließt aus der in einem Stromfeld gefundenen Verlagerung der Mitosen und Chromosomen auf elektronegative Ladung des Karyotins.

²⁾ TISCHLER, 1901; NĚMEC, 1910, S. 151.

aber auch durch äußere Eingriffe, z. B. Verwundung, gestört und in eine „inverse“ (BERTHOLD) überführt, indem die Chromatophoren die Oberfläche verlassen und sich in das Innere des Cytoplasmas begeben, während die Kerne statt dessen an die Peripherie rücken, wie dies bei Schwärmsporenbildung bei *Vaucheria*¹⁾, *Halosphaera*, *Hydrodictyon* u. a. beobachtet wird²⁾. Bei der Bildung der Schwärmsporen ist die Bedeutung dieser Umlagerung klar, indem die Kerne in deutlicher Beziehung zu den Geißeln stehen; ökologisch bedeutet die Umlagerung ein Zurücktreten der assimilatorischen und Hervortreten der Bewegungsfunktion. Daß bei Verwundung und Bloßlegung des Plasmas die Kerne an die Oberfläche wandern, mag mit den durch die Notwendigkeit einer schnellen Hautbildung gesteigerten Anforderungen an die plasmatische Tätigkeit zusammenhängen. Auch in Geweben

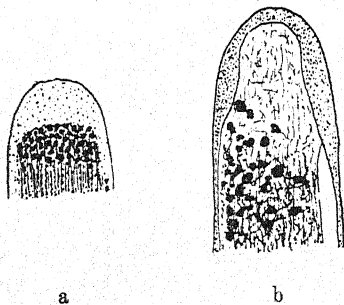


Fig. 35. Rhizoidenspitzen von *Chara foetida*. a fixiert in Osmiumsäure. b fixiert in Pikrinsäure. „Glanzkörperchen“ schwarz gezeichnet. Nach ZACHARIAS 1891.

wurde eine Wanderung von Plasma und Kernsubstanz an die Wundstelle beobachtet³⁾. Übrigens kann schon durch die bei Verwundung angeregte Protoplasmaströmung eine bedeutende passive Verlagerung von Kernen und Chromatophoren verursacht werden, indem diese bei der Strömung mitgerissen werden.

Bedeutende Umlagerungen finden bei der Kern- und Zellteilung statt, die namentlich damit zusammenhängen, daß die Anordnung der Teile je nach der Zahl der gebildeten Kerne von einer monozentrischen in eine di- bis polyzentrische übergeht, aber auch z. T. ihren

Grund in der mit einer Teilung verbundenen allgemeinen Zustandsänderung im Protoplasma haben dürfte. Ich erinnere an die häufig als Begleiterscheinungen zur Kernteilung auftretenden sogen. „extranuklearen Nukleolen“ oder andere Ausfällungen und an die sehr charakteristische Anordnung, die diese Dinge nebst den Plastiden um die Polzentren anzunehmen pflegen. Eine wahre Invertierung der normalen „Schichtung“ in der Zelle findet aber bei der vegetativen Teilung nicht statt. Überhaupt kann der Begriff von „einem geschichteten Bau des Zellkörpers“, wie dieser in Fortsetzung der nach SCHLEIDEN-SCHWANN, PRINGSHEIM u. a. entwickelten Vorstellungen namentlich von BERTHOLD begründet wurde, heute kaum aufrecht gehalten werden. Das dogmatische Festhalten an dieser Vorstellung führte BERTHOLD zu sonderbaren Annahmen, wie z. B. von einem extramembranösen Plasma. Richtig ist die Auffassung, daß die einzelnen Teile des Protoplasten eine bestimmte, durch ihre Funktion und die Beziehungen zur Außenwelt verursachte Lagerung einnehmen. Mit abgeänderter Funktion und neuen Bedingungen wechselt aber auch die gegenseitige Lage auf eine Weise, die das Unberechtigte

¹⁾ SCHMITZ, 1879; BERTHOLD, 1886, S. 293.

²⁾ Siehe auch OLTMANN, 1905, S. 26 ff.

³⁾ MIEHE, 1901, S. 127; NÉMEC, 1901, S. 8. Vgl. Kap. 6 II. Literatur über die Vorgänge bei Wundheilung a. a. O. S. 241 ff.; KÜSTER, Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1916, S. 127.

der Behauptung aufzeigt, daß z. B. die Celluloseausscheidung an eine bestimmte „Schicht“ des Plasmas gebunden sei. Die Protoplasmamechanik dürfte viel geschmeidiger eingerichtet sein, als BERTHOLD und seine Nachfolger sich vorgestellt haben.

Eine Verlagerung oder Umlagerung im Zelleib findet selbstverständlich bei fast jedem zellulären Entwicklungsprozeß statt. Besonders weitgehende Umlagerungen sind mit der Bildung der Fortpflanzungszellen verbunden. Bei vielen Pilzen ist das junge Oogonium vielkernig, die Kerne liegen im Cytoplasma gleichmäßig verteilt. Beim Reifen wandern alle Kerne bis auf einen an die Peripherie, wo sie in einem gegen das eigentliche Ei abgegrenzten Periplasma zu liegen kommen (Albugo: RUHLAND 1904, Pyronema: CLAUSSEN 1912).

Obwohl die Form der Zelle einen wesentlichen Einfluß auf die Konfiguration des Protoplasten hat, kann dieser Einfluß jedoch nur dann zur Geltung kommen, wenn keine speziellen Bedingungen vorliegen, die eine einseitige Lagerung bewirken. Letzteres ist z. B. in Zellen mit Spitzenwachstum oder partieller

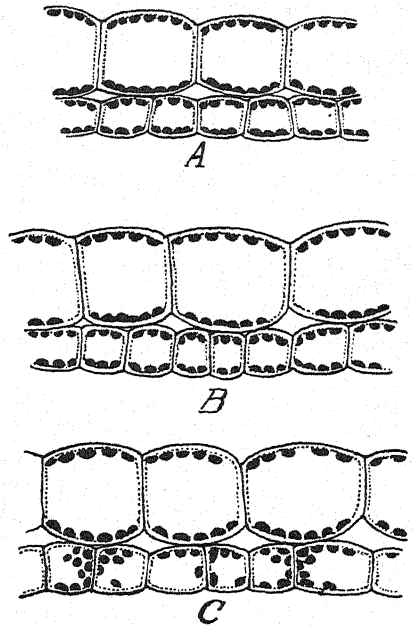


Fig. 36. *Helodea canadensis*. Blattquerschnitte. A in diffusem Licht, B mit parallelen Strahlen senkrecht von unten belichtet. C mit parallelen Strahlen senkrecht von oben belichtet. Vergr. 330. Nach SENN 1908.

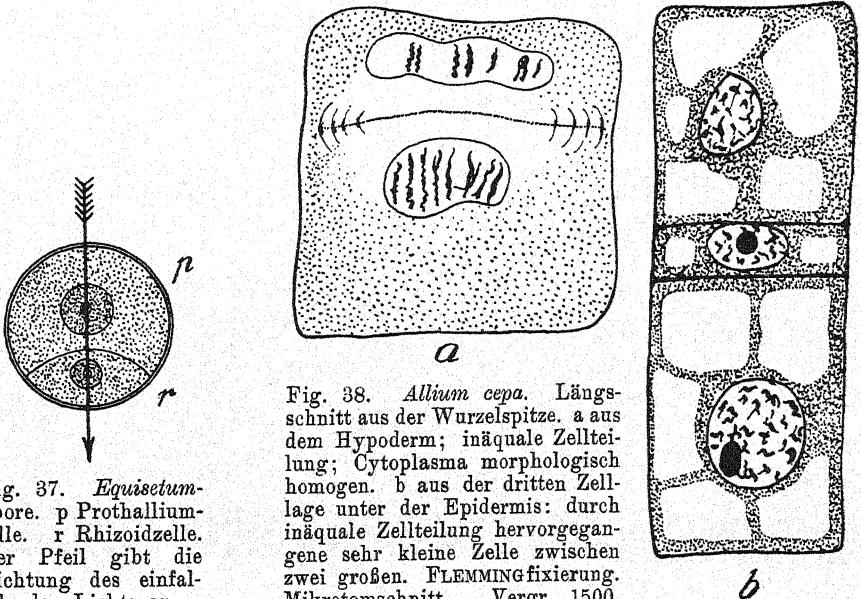


Fig. 38. *Allium cepa*. Längsschnitt aus der Wurzelspitze. a aus dem Hypoderm; inäquale Zellteilung; Cytoplasma morphologisch homogen. b aus der dritten Zellschicht unter der Epidermis: durch inäquale Zellteilung hervorgegangen sehr kleine Zelle zwischen zwei großen. FLEMMING fixierung. Mikrotomschnitt. Vergr. 1500. Original.

Fig. 37. *Equisetum*-Spore. p Prothalliumzelle. r Rhizoidzelle. Der Pfeil gibt die Richtung des einfallenden Lichts an. Nach STAHL 1885.

Membranverdickung der Fall. Das Protoplasma und zumeist auch der Kern oder aber der Kern allein wird in solchen Fällen vorzugsweise an dem Ort der speziellen Tätigkeit angesammelt. An der Spitze wachsender Wurzelhaare entsteht z. B. eine kleine Cytoplasmaansammlung, die die Scheitelkuppel ausfüllt¹⁾. Es kann hier auch eine Qualitätsänderung des Plasmas stattfinden (ZACHARIAS 1891). Viel ausgesprochener wird die Verlagerung der Plasmateile in den hoch differenzierten Zellen von *Botrytis*, *Vaucheria*, *Caulerpa* usw., wo ja verschiedene Teile des Protoplasten eine verschiedene Funktion haben. Schon bei der Keimung wird der Zellinhalt hier in einen die Chromatophoren enthaltenden und einen farblosen Teil gesondert, aus denen später der grüne Thallus bezw. die Rhizoiden stammen. Hierher gehören auch die von HABERLANDT (1887, 1916) beobachteten Fälle einseitiger Kernlagerung.

3. Einfluß äußerer Bedingungen. Wenn wir von reinen Strukturänderungen (z. B. im Cytoplasma) absehen, so treten Verlagerungen unter dem Einfluß äußerer Bedingungen meist durch verschiedenes taktisches Verhalten der Protoplasmaorgane auf. Charakteristisch sind in dieser Hinsicht die Chloroplastenbewegungen (SENN 1908). Die Chromatophoren besitzen eine vielseitige taktische Empfindlichkeit für Licht, Temperatur, chemische Reize usw., und ihre bekannten Verlagerungen bei Schwankungen der Lichtintensität und bei künstlichen Eingriffen (z. B. Plasmolyse) erklären sich aus ihrer phototaktischen Empfindlichkeit und den von den angrenzenden Zellen („Fugenwänden“) und eventl. auch vom Zellkern ausgehenden chemischen Reizungen. Auch auf allseitige Reizung (Kälte, zu intensives Licht) sind die Chromatophoren zu charakteristischen Form- und Lageveränderungen befähigt.

Daß der Zellkern mit chemotaktischer Reizbarkeit begabt ist, unterliegt keinem Zweifel (RITTER 1911). Doch ist er in dieser Hinsicht wenig erforscht. Die nicht selten beobachtete Annäherung der jungen Epidermiszellkerne an die Außenwand könnte möglicherweise auf Äerotaxis beruhen. Die für die Lage der Scheidewand so wichtige Orientierung der Kernspindel dürfte vielfach durch von den Nachbarzellen ausgehende oder von der Außenwelt herrührende Reize (z. B. Licht, vgl. *Equisetum*-Sporen²⁾) bestimmt werden, doch bleibt es bei unserer mangelhaften Kenntnis der Verhältnisse schwer zu entscheiden, in welchem Grad hier das Cytoplasma die Rolle eines Übermittlers spielt. Vielfach, z. B. bei der Bildung der Kurzzellen im Wurzelplerom von *Allium cepa*, kann man konstatieren, daß der Kern, bezw. die Kernteilungsfigur, eine ganz einseitige Lage einnimmt, obwohl das Cytoplasma eine gleichmäßige Verteilung aufweist. Allein es bleibt auch an die Möglichkeit zu denken, daß eine einseitige Verteilung gewisser unsichtbarer Stoffe vorläge, die den Kern affizierten.

Im Verband mit anderen Zellen werden die Elementarorganismen zumeist auf verschiedenen Seiten verschieden beeinflusst. Namentlich bei Zellfäden, bezw. -Flächen pflegt sich die Heterogenität der extrazellulären Bedingungen deutlich in der Zellsymmetrie abzuspiegeln. In den Zellen von *Spirogyra*- oder *Oedogonium*-Fäden liegt der Chromatophor nur

¹⁾ ZACHARIAS, 1891, S. 475; vgl. auch HABERLANDT, 1887; E. KÜSTER, 1907.

²⁾ STAHL (1885).

den der Außenwelt zugekehrten Wänden an, während die Querwände bloß mit Cytoplasma bedeckt sind. Diese Lagerung der Chromatophoren an den Außenwänden ist Regel in allen solchen Fällen, wo sie überhaupt peripher gestellt sind und nicht besonderer Reizung zufolge die „Fugen“-Wände aufsuchen (SENN 1908). In dreidimensionalen Verbänden ist die Umgebung der einzelnen Zellen meistens homogener; eine extrazellulär bedingte Verteilung des Inhalts kommt nur bei der Grenze verschiedener Gewebe vor; auch durch Interzellularen wird natürlich eine Heterogenität der extrazellulären Faktoren geschaffen, desgleichen auf indirektem Wege, durch innere Wandskulptur.

Den Einfluß der Interzellularen auf die Chloroplastenlagerung hat SENN geschildert. Bei *Helodea* werden die an Interzellularen grenzenden Teile der Wand von den Chloroplasten vermieden, wenn mit parallelen Strahlen von oben belichtet wird¹⁾. Bei vielen Landpflanzen werden umgekehrt eben die an Interzellularen stoßenden Membranpartien mit Chloroplasten bekleidet²⁾. Nach SENN soll dies nur bei lebhafter Transpiration eintreffen, SCHIMPER und HABERLANDT vermuteten einen Einfluß der Kohlensäure der Interzellularluft.

Innere Wandskulpturen beeinflussen die Anordnung der Protoplastenteile erstens rein mechanisch, da sie eine partielle Aufteilung des Protoplasten bewirken (man denke z. B. an die Armpalisaden der *Pinus*-Blätter). Während der Ausbildung der Wandverdickungen beobachtet man häufig einseitige Lagerung der Protoplastenbestandteile. In den jungen Cystolithenzellen von *Ficus elastica* wird z. B. der junge Stiel von einer Cytoplasmaansammlung umgeben, von welcher gegen den Wandbelag ein System von Plasmafäden verläuft (BERTHOLD 1886, S. 260). Nach BERTHOLD (1886, S. 258) geht der Anlage der Wandskulpturen zumeist eine polycentrische Anordnung im Cytoplasma voraus.

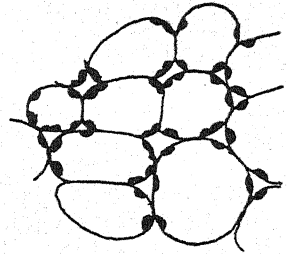


Fig. 39. *Brassica oleracea botrytis*. Querschnitt durch Palisadenzellen, bei diffuser Beleuchtung (Epistrophe). Die Chlorophyllkörper suchen die an die Interzellularen grenzenden Wände auf. Vergr. 430. Nach SENN 1908.

IV. Größe der Zelle

Das Pflanzenreich bietet eine Skala der verschiedensten Größenverhältnisse der Zellen dar, und zwar sind nicht nur die einzelligen Organismen sehr verschieden groß, von den winzigsten Bakterien bis zu der meterlangen, reich gegliederten *Caulerpa*, sondern auch unter den zu Geweben zusammengeführten Elementarorganismen herrscht eine große Variation betreffs der Größe — man denke einerseits an die kleinen Zellen am Vegetationspunkt und andererseits an ihre langgestreckten Abkömmlinge im Bast und Sklerenchym usw. Obwohl die Zelle also je nach den ihr zugeteilten Aufgaben entweder sehr klein bleibt oder eine fast unbegrenzte Wachstumsfähigkeit zu besitzen scheint, wird jedoch ihre Größe geregelt und zwar durch innere und durch äußere Ursachen.

¹⁾ SENN, 1908, S. 86.

²⁾ SCHIMPER, 1885; HABERLANDT, 1886; SENN, 1908, S. 266.

Es besteht betreffs der möglichen Größenzunahme ein gewisser Gegensatz zwischen einkernigen und mehrkernigen Zellen. Die ersteren haben einen sehr wichtigen regulatorischen Faktor darin, daß der Kern seine für die Zellgröße so bedeutungsvolle Masse nur durch Teilung vermehren kann: in den einkernigen Zellen wird aber die Karyokinese automatisch mit Zellteilung verkettet, wodurch die Größe der Zelle selbstverständlich innerhalb gewisser Grenzen gehalten wird. Auch das nachträgliche Wachstum der einkernigen Zellen wird in gewissen Schranken gehalten, obwohl nicht ausgemacht ist, in welchem Grade hier die Nichtvermehrung der Kernmasse beim Altern eine Rolle spielt.

Anders verhält es sich mit den mehrkernigen Zellen: hier ist Karyokinese mit Zellteilung nicht verbunden; der Plasmamenge und Zellgröße werden also seitens der Kernsubstanz keine solchen Schranken wie bei einkernigen Zellen gesetzt. Jedoch gibt es auch mehrkernige Zellen, wie die von *Cladophora*, die sich bei Überschreitung einer bestimmten Größe zur Teilung anschicken. Bei den Siphoneen, vielleicht auch bei Milchröhren und Embryosäcken scheint aber das individuelle Wachstum der Zelle von inneren Ursachen ziemlich unbeeinflusst zu sein; äußere Einflüsse bestimmen wohl hier die jeweilige Wachstumsgrenze. Die Siphoneen werden leicht mechanisch zerrissen oder es gibt vielleicht hier, wie betreffs des Gesamtwachstums bei den vielzelligen Pflanzen, auch andere größenregulierende Faktoren. Die wie Parasiten im Pflanzengewebe lebenden Milchröhren und Embryosäcke vermögen selbstverständlich nicht weiter zu wachsen, als es die umgebenden Gewebe zulassen. Ob außerdem in der Größenzunahme selbst etwas Regulierendes liegt, wissen wir nicht. Immerhin bleibt an die Tatsache zu denken, daß mit dem Wachstum das mathematische Verhältnis zwischen Oberfläche und Volumen eine stetige Verschiebung zu Ungunsten der Oberfläche erfährt, was ja beeinträchtigend auf den Stoffaustausch und somit vielleicht indirekt hemmend auf die weitere Größenzunahme wirken muß. Übrigens wird auch bei den Siphoneen und Phycomyceten usw. die Zellgröße bei der Bildung von Fortpflanzungsorganen verkleinert, indem von nun ab eine bestimmte Teilungsgröße eingehalten wird. Gleiches gilt für den Embryosack nach der Befruchtung.

1. Teilungsgröße und endgiltige Größe. Es verhalten sich also die vielkernigen Zellen hinsichtlich der Größe im großen ganzen ebenso wie vielzellige Pflanzen, von denen jede Art eine mittlere Größe einzuhalten pflegt. Betreffs der normal einkernigen Zellen muß man zwischen der zumeist als Minimum anzusehenden Teilungsgröße und der im ausgewachsenen Zustand angenommenen endgiltigen Größe unterscheiden.

Es leuchtet ein, daß die endgiltige Größe wesentlich von extrazellularen Bedingungen abhängt und deshalb viel variabler ist als die wohl zum großen Teil durch intrazelluläre Faktoren bedingte Teilungsgröße. Nur in einzelnen Zellen fällt die Teilungsgröße mit dem ontogenetisch erreichten Maximum zusammen, wie bei *Spirogyra*, wo ja alle Körperzellen zugleich Embryonalzellen sind. Nicht immer sind übrigens die Embryonalzellen kleiner als die Elemente des fertigen Körpers. Bei den mit Spitzenwachstum ausgerüsteten Algen (*Sphacelaria*¹⁾, *Stypocaulon*,

¹⁾ GEYLER, 1866, Taf. 34.

*Halopteris*¹⁾ usw., sowie bei den Pilzen *Aspergillus* und *Penicillium* findet erst in einiger Entfernung vom Scheitel eine Fächerung statt, wodurch die allein wachstumsfähige Spitzenzelle Maximalgröße erhält. Diese Beispiele sind als Übergangstypen einerseits zwischen dem Siphoneen-Mucorineentypus und andererseits dem echten Gewebe zu betrachten. Auch bei Pflanzen mit echtem Gewebe findet in bestimmten Entwicklungszuständen eine Herabsetzung der Zellgröße unter die Größe der Embryonalzellen statt, z. B. bei der Entstehung der nackten Eizelle und der Syner-

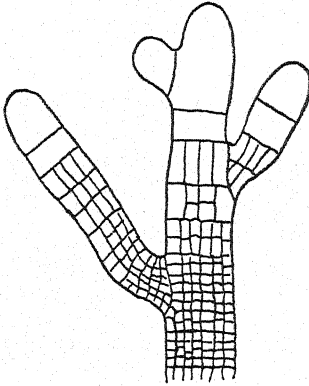


Fig. 40. Thallusast von *Sphacelaria scoparia* mit Seitenzweigen.
Nach HABERLANDT 1918.

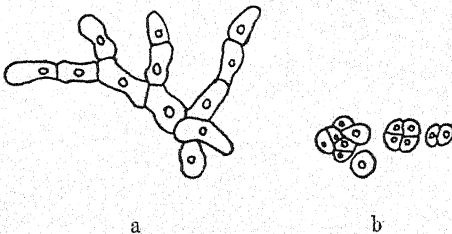


Fig. 41. *Stigeoclonium* spec. a Fadenform.
b Palmellaform. Nach LIVINGSTON.

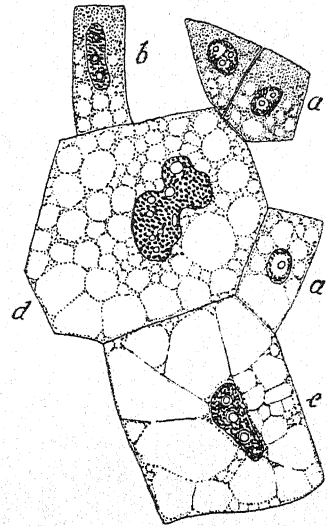


Fig. 42. Zellen aus dem Endosperm von *Secale cereale*. Die Zellen a enthalten normale, triploide Kerne. Die Zelle b enthält einen durch Verschmelzung von zwei triploiden entstandenen ditriploiden Kern. Die Zelle c enthält einen tetraploiden Kern. Die Zelle d enthält einen wahrscheinlich oktotriploiden Kern.
Nach NĚMEC 1910.

giden im Embryosack oder bei der Bildung von Spermatozoiden. Die letzteren dürften sich dem übrigens unbekannten absoluten Größenminimum einer vollwertigen höheren Pflanzenzelle nähern (vgl. oben S. 66). Sonst verlangt das für die Organbildung charakteristische Streckungswachstum in der Regel ein beträchtliches Wachstum der Zellen, ehe dieselben ihre definitive Größe erreicht haben.

Die Teilungsgröße einer Zellenart ist, je nach den Bedingungen, einer gewissen Variation unterworfen. Sie ist schon in den verschiedenen Schichten der Vegetationspunkte nicht ganz konstant, daneben weisen auch verschiedene Meristeme, wie Urmeristem, Kambium, Archespor usw. spezifische Unterschiede in Größe und Form der Embryonalzellen auf.

¹⁾ Siehe GOEBEL, 1913, S. 57.

Es kann auch bei höheren Pflanzen vorkommen, daß große mehrkernige Zellen, z. B. Milchröhren, Sklerenchymzellen, später durch die Entstehung von Teilungswänden eine mehr oder weniger weitgehende Fächerung erfahren. Bei niederen Organismen werden die Unterschiede in der normalen Teilungsgröße manchmal noch größer, z. B. bei *Oedogonium*, wo die vegetativen Zellen eine viel beträchtlichere Teilungsgröße aufweisen als diejenigen, die das männliche Organ aufbauen.

Durch äußere Eingriffe kann die Teilungsgröße bedeutend abgeändert werden, wie namentlich Versuche mit Bakterien¹⁾ und Algen²⁾ lehren. Eine Beschleunigung der Teilung bei verzögertem Wachstum, also eine Herabsetzung der Teilungsgröße erreichte KLEBS³⁾ bei *Euastrum* und *Spirogyra* durch Kultur in einer Lösung, die außer 10 % Rohrzucker Kongorot enthielt. Die Zellen bewahren ihre ursprüngliche Länge, teilen sich aber mehrmals. Bei *Mucor racemosus* und anderen *Mucor*-Arten entsteht bei Kultur in einer Zuckerlösung eine sehr abweichend gestaltete Wachstumsweise in Form von hefeartiger Sprossung⁴⁾. Die Teilungsgröße wird hierbei natürlich sehr herabgesetzt. Die Chlorophyceen *Stigeoclonium*, die normal einen verzweigten, aus langgestreckten Zellen zusammengesetzten Faden bildet, tritt bei Kultur in stark osmotisch wirksamen Lösungen oder unter dem Einfluß von Metallgiften als kleinzellige *Palmella*-Form auf⁵⁾.

Auch bei höheren Pflanzen ist eine künstliche Beeinflussung der Teilungsgröße der Embryonalzellen möglich. Ob eine Herabsetzung der Zellgröße bei Hemmung des Wachstums durch Eingipsen oder Temperaturerhöhung stattfindet, ist noch nicht sicher festgestellt, auch betreffs anderer Einwirkungen liegen keine direkten Untersuchungen vor⁶⁾. Überhaupt scheint die Teilungsgröße weniger durch äußere Bedingungen beeinflusst zu werden als die definitive Zellgröße (vgl. unten).

2. Beziehungen zwischen Kerngröße und Zellgröße. Daß abnorm große Embryonalzellen dadurch entstehen können, daß die Zellteilung bei fortgesetzter Kernteilung ausbleibt, wie dies nach Chloroformieren, Erhitzen usw. vorkommt, ist wohl bekannt. Wie Versuche an *Spirogyra* und an Vegetationspunkten von höheren Pflanzen lehren, verschmelzen unter abnormen Bedingungen häufig die Tochterkerne und die so entstandene didiploidkernige Zelle teilt sich sodann erst, nachdem sie entsprechend größer als die normale Zelle geworden ist. Durch wiederholtes Chloroformieren gelingt es auch tetradiploide, ja sogar oktodiploide und dementsprechend voluminöse Zellen darzustellen⁷⁾. Bei *Spirogyra* gelang es GERASSIMOFF (1904, S. 58) auch Zellen zu gewinnen, die kleiner als normal waren; nach GERASSIMOFF sollen dieselben auch abnorm kleine Kerne enthalten, wie sie entstehen, wurde aber nicht ermittelt⁸⁾.

¹⁾ Über die Involutionsformen der Bakterien vgl. A. FISCHER, 1903, S. 46.

²⁾ W. MIGULA, 1888, S. 173.

³⁾ KLEBS, 1888, S. 537.

⁴⁾ KLEBS, 1896, S. 509. Vgl. auch PFEFFER, 1904, S. 135 f.

⁵⁾ LIVINGSTON, 1905; 1906, S. 297.

⁶⁾ Vgl. KRABBE, 1884, S. 21; HOTTES, 1901; PREIN, 1908; LUNDEGÅRDH, 1914, S. 162, 168.

⁷⁾ NĚMEC, 1910, S. 46.

⁸⁾ Vgl. auch KLEBS, 1888, S. 533.

Die künstliche Vergrößerung der Zellen durch Kernverdoppelung gelingt nur bis zu einer gewissen Grenze, was darauf beruht, daß die abnorm großen Kerne seltener zur Teilung schreiten als die normalen und zumeist früher in Stücke zerfallen (GERASSIMOFF 1904, S. 54).

Die Versuche von GERASSIMOFF, NĚMEC u. a. beweisen, daß eine gewisse Beziehung zwischen Zellgröße und Kerngröße besteht. Namentlich GERASSIMOFFS (1902) Befunde an *Spirogyra* werfen ein Licht auf diese Erscheinung. Durch zahlreiche Messungen an normalen Zellen sowie an solchen mit verdoppelter Kernmasse stellte er fest, daß das Volumen der einkernigen Zellen 2,88 mal größer ist als das Volumen

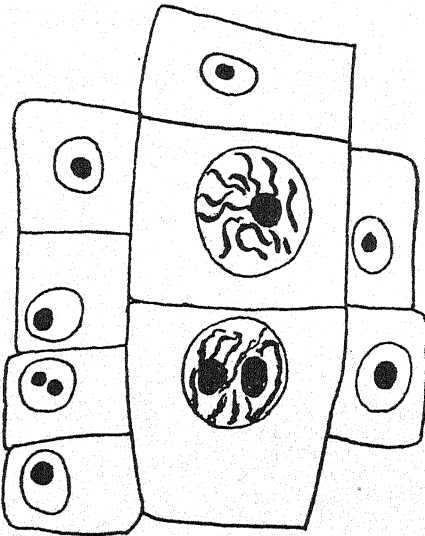


Fig. 43. Periblemzellen aus einer Wurzelspitze von *Vicia faba*, die in 1% Chloralhydrat während 1 Stunde behandelt, dann 96 Stunden in Sägespänen gewachsen war. Die zwei Riesenzellen sind wohl durch Teilung einer Zelle mit didiploidem Kern entstanden. Original.

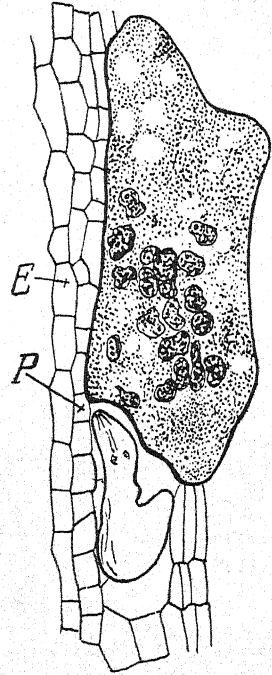


Fig. 44. Riesenzelle aus einer *Heterodera*-Galle von *Coleus*. Nach NĚMEC 1910.

der doppelkernigen. Da die Volumina der Kerne sich wie 1 : 1·94 verhielten, so wird also das Zellvolumen stärker als das Kernvolumen vergrößert. Fast das gleiche Verhältnis wie die Kernvolumina zeigten dagegen die Zylinderflächen der Zellen. Da die Zellen mit zwei Kernen nur unbedeutend größer waren als solche mit Doppelkernen, kann man folgern, daß es nicht die Oberfläche des Kerns sondern sein Inhalt ist, der die Zellgröße bestimmt.

Betreffs der Beziehungen zwischen Kerngröße und Zellgröße in Meristemen höherer Pflanzen liegen keine so genauen Angaben vor. Die durch Chloralbehandlung gewonnenen Ergebnisse gehen im allgemeinen dahin, daß Zellen mit mehreren oder mit durch Verschmelzung abnorm groß gewordenen Kernen, ehe sie zur Teilung schreiten oder bei der

speziellen Ausbildung größere Dimensionen annehmen als normale Zellen¹⁾. In der Endospermanlage werden die abgegrenzten Zellen nicht selten mehrkernig: häufig verschmelzen sodann auch die Kerne zu einem Riesennukleus. Solche mit einer übermäßig großen Kernmasse begabte Zellen werden auch abnorm groß²⁾. So schöne Zahlen wie bei *Spirogyra* bekommt man aber hier nicht, wohl unter anderem aus der Ursache, daß in einem Gewebeverband die Zellen nicht so selbständig wachsen. Auch in dem normalen Entwicklungsgang kommen in den Geweben der verschiedensten Pflanzen mehrkernige Zellen vor, die entsprechend groß zu sein pflegen. WINKLER fand tetraploide Zellen im Mark, in der Stärkescheide und im Kollenchym von *Solanum lycopersicum*. Die Polyploidie kann sich sogar bis zum Sechzehnfachen steigern³⁾.

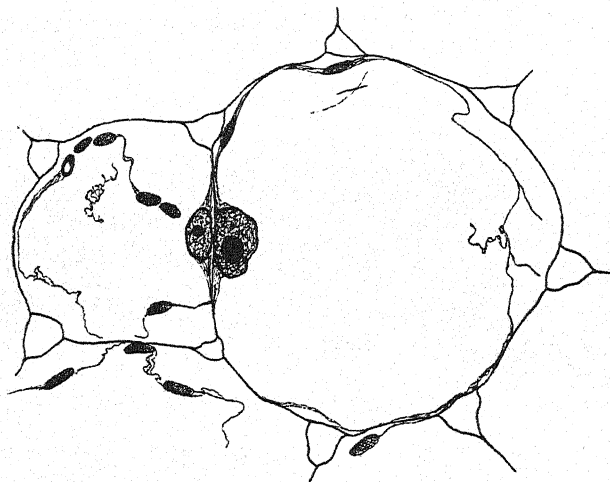


Fig. 45. Aus einem Stengelquerschnitt von *Solanum lycopersicum*. Von den zwei Markzellen hat die rechte wahrscheinlich einen didiploiden Kern. Nach WINKLER 1916.

Die Meristemzellen pflegen eine wenig schwankende Größe zu besitzen. Auch unter verschiedenen Pflanzen ist der Größenunterschied nicht sehr groß. Er variiert nach STRASBURGER (1893, S. 117) zwischen 0,005 und 0,024 mm. Kambiumzellen sind freilich etwas länger. In den plasmagefüllten Meristemzellen pflegt ein bestimmtes Größenverhältnis zwischen Kern und Zelle häufig wiederzukehren. STRASBURGER fand die Relation 2 : 3 an verschiedenen fixierten Objekten. Bei ausgedehnteren Messungen (namentlich unter Verwendung besserer Methoden) wird es sich höchstwahrscheinlich herausstellen, daß dieses Verhältnis recht schwankend ist. GERASSIMOFF (1904, S. 4) fand, daß die beiden Tochterzellen bei *Spirogyra* im Moment ihrer Bildung nicht absolut gleich groß sind, ferner wurde ausnahmsweise ein übermäßiges Wachstum der Zellen

¹⁾ NÉMEC, 1910, Kap. II.

²⁾ NÉMEC, 1910, S. 109, 129. Siehe die bei WINKLER, 1916, S. 481 ff. aufgezählten Beispiele. BEER and ARBER, 1915, S. 597; FRANKERD, 1915, S. 599; SCHÜRHOFF, 1916, S. 55.

³⁾ WINKLER, 1916, S. 479.

beobachtet, ehe sie zur Teilung schreiten. Im Tierreich hat CONKLIN (1912) sehr große Veränderungen der Kernplasmarelation während der Embryonalentwicklung festgestellt. Man geht wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß die Kernplasmarelation und damit die Beziehung zwischen Kerngröße und Zellgröße nur in einem bestimmten physiologischen Zustand konstant ist (vgl. HARTMANN, Archiv f. Zellforsch. 1920).

Die Kernplasmarelation ist ein cytomorphologisches Verhältnis, das nichts über die wahren Ursachen der Zellgröße in normalen Geweben aussagt. Tatsächlich läßt sich nicht ohne Experimentaluntersuchung sagen, ob die Zellgröße die Kerngröße bestimmt oder umgekehrt. Bei Betrachtung der sehr großen einfachen Kerne im Plerom (in den Gefäßanlagen), in ansehnlichen Pollenkörnern¹⁾ usw. kann man sich nicht dem Eindruck verschließen, daß die Zellgröße nicht durch den Kern bestimmt wird, sondern daß der Kern eben deshalb anwachsen muß, weil das Plasma eine so mächtige Entwicklung gewonnen hat. Die relativ konstante Teilungsgröße in den Meristemen erscheint demnach als eine spezielle Anpassung.

Hierbei bleibt auch zu bedenken, daß das Teilungswachstum des Kerns mit Karyotinzunahme verbunden ist, während in großen Somazellen, in Drüsenzellen usw. der Kern vornehmlich durch Vermehrung des Kernsaftes wächst. Da die Chromosomen eine maximale Größe nicht überschreiten, ehe Teilung eintritt, vermag der Kern unter den im Embryonalgewebe herrschenden Bedingungen nicht über ein gewisses Maß heranzuwachsen und reguliert so hier die Zellgröße. Da das Karyotin immer auf eine relativ konstante

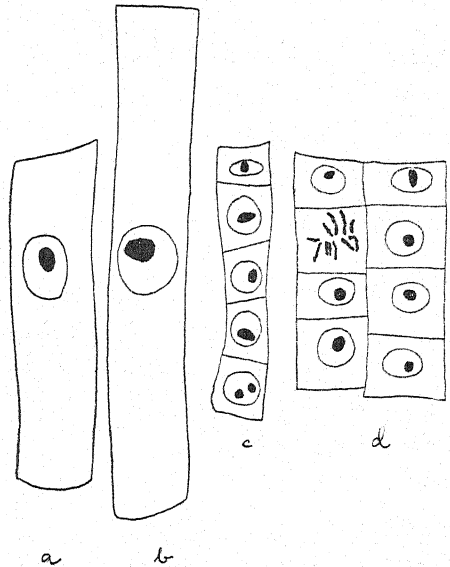


Fig. 46. Aus einem Längsschnitt durch die Wurzelspitze von *Allium cepa*. a und b zwei Zellen aus dem Plerom. c aus der innersten Periblemschicht. d aus den äußersten Periblemschichten. Original.

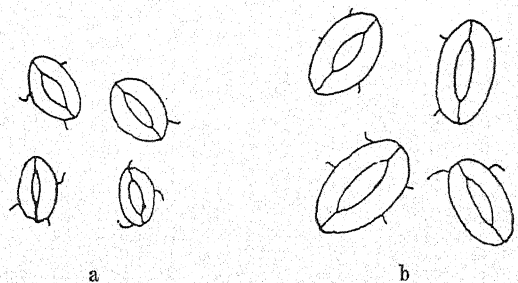


Fig. 47. Spaltöffnungen an Blättern von: a *Solanum nigrum*. b *Solanum nigrum gigas*.

Nach WINKLER 1916.

¹⁾ Vgl. NÉMEC, 1910, S. 401, Fig. 118; abnorm große, mit übermäßigem Kern versehene Zellen wurden von TISCHLER (1906, S. 87) an Pollenmutterzellen, von WISSELINGH (1908, S. 157, 177) an *Oedogonium* beobachtet.

Anzahl Chromosomen verteilt ist, kann man wohl mit WINKLER diese als einen Größenregulator betrachten¹⁾).

Ein allgemeines Verhältnis zwischen Chromosomenzahl und Zellgröße gibt es indessen nicht. Während bei *Oenothera Lamarckiana* und *Oe. gigas* das Verhältnis zwischen Chromosomenzahl und Zellgröße konstant ist²⁾, besitzen bei zwei *Primula sinensis*-Varietäten³⁾ die Zellen verschiedene Größe, aber die gleiche Chromosomenzahl; statt dessen ist hier die Chromosomengröße verschieden. Daß die Chromosomenzahl übrigens nur unter sonst konstanten Verhältnissen eine gewisse Zellgröße erhält, geht z. B. auch aus den Befunden von YAMANOUCI und GATES (1909) über *Polysiphonia*-Arten hervor. Mit dem Generationswechsel findet hier eine physiologische Umstimmung der Kernplasmarelation statt. Eine Vergrößerung der Zellen bei Verdoppelung der Chromosomenzahl fanden EL. und EM. MARCHAL (1909, 1911) bei aposporen Moosformen. WINKLER (1916, S. 481ff.) erzielte bei *Solanum lycopersicum* und *Sol. nigrum* an Adventivsprossen Riesenformen mit doppelter Chromosomenzahl und durchschnittlich doppelt so großen Zellen wie bei den Mutterformen.

3. Die absolute Größe der somatischen Zellen. Nach den zahlreichen Messungen AMELUNGS⁴⁾ besitzen Parenchymzellen und Epidermiszellen im Querschnitt der Organe gesehen im allgemeinen einen Durchmesser von 0,015 bis 0,066 mm. Einen größeren Durchmesser erreichen die Parenchymzellen nur bei reservestoffführenden Knollen, saftigen Früchten und im Mark von *Sambucus*, *Impatiens glandulifera* u. a. Pflanzen; auch die Rinde der letzteren Pflanze besitzt große Zellen. Die manchmal für das bloße Auge unterscheidbaren Zellen haben in diesen Fällen einen Querdurchmesser von 0,13 bis 1 mm. Der Kubikinhalt einer Parenchymzelle der Stammbasis von *Impatiens glandulifera* beträgt etwa 0,116 mm³, der Inhalt einer Markzelle von *Sambucus nigra* etwa 0,0024 mm³. Zum Vergleich kann erwähnt werden, daß es Bakterien (Staphylokokken) von nur 0,8 μ Durchmesser und $\frac{1}{17\,000\,000\,000}$ mm³ Inhalt gibt⁵⁾. In einer *Sambucus*-Markzelle würden also 2 bis 3 Millionen Eiterkokken bequem Platz finden.

Während die großen Parenchymzellen ziemlich selten sind, erreichen die prosenchymatischen, langgestreckten Zellformen bedeutende Länge. Die gewöhnliche Länge der Bastzellen⁶⁾ beträgt 1—2 mm, beim Lein- und Hanfbast kommen Längen bis 2 und 4 mm vor. *Urtica dioica* hat Bastzellen bis 77 mm Länge, bei *Boehmeria nivea* werden sie sogar 220 mm lang. Unter den Bastzellen sind demnach die längsten Zellen im Pflanzenreich zu finden; sie sind aber häufig mehrkernig, so bei den Urticaceen⁷⁾, *Linum* u. a. Ihre Breite hält sich jedoch in derselben Größenordnung wie bei den Parenchymzellen; sie schwankt zwischen 0,015 und 0,28 mm.

¹⁾ WINKLER, 1906, S. 269; Artikel Entwicklungsphysiologie in Handwörterbuch d. Naturwiss., S. 651. WINKLER glaubt auch, daß die Größe der Chromatophoren und anderer Teile der Zelle durch die Chromosomenzahl reguliert werde (1916, S. 461).

²⁾ R. R. GATES, 1909, 1913, S. 92, 113.

³⁾ GREGORY, 1915, S. 484.

⁴⁾ 1893, S. 176; SACHS, 1893, S. 71; vgl. auch MOHL, 1851, S. 16.

⁵⁾ A. FISCHER, 1903, S. 5.

⁶⁾ Zahlreiche Angaben bei WIESNER, Rohstoffe des Pflanzenreichs, III. Aufl., Bd. 3.

⁷⁾ TREUB, 1882; HABERLANDT, 1918, S. 147.

Die Tracheiden der Kiefer besitzen eine Länge von 0,55 bis 1 mm und eine Breite von 0,01 bis 0,017 mm¹⁾. In späteren Jahresringen werden sie sogar 4 mm lang. Die spindelförmigen Spiral- und Ringtracheiden im Stengel und Blattstiel von *Musa* und *Canna* erreichen eine Weite von 0,08 bis 0,10 mm und über 10 mm Länge, die Spiraltuben von *Nelumbium speciosum* nach CASPARY bei 0,567 mm Weite sogar eine Länge von über 120 mm²⁾. Die einzelnen Zellelemente der Gefäße können sehr verschiedene Größe haben³⁾. Zu den weitesten Gefäßen gehören diejenigen bei Palmen (0,280—0,562)⁴⁾ und Schlingpflanzen (*Cucurbita*, *Cobaea* usw. 0,3—0,7 mm).

Zu den außergewöhnlich langen Zellen zählen Pollenschläuche und Haare. So besitzen die Haare von *Cucurbita* und *Thladiantha dubia* 2—3 mm Länge⁵⁾, bei *Gossypium* werden sie bis 50 mm lang⁶⁾. — Bei Pollenkörnern sind Durchmesser von 0,015—0,176 mm gemessen⁷⁾.

Siebröhren werden nach DE BARY (1877) bis 0,08 mm weit und über 2 mm lang.

In nachstehender Tabelle sind einige Zellgrößen zusammengestellt.

Zellenart	Länge	Breite
Staphylokokken . . .	0,0008 mm	0,0008 mm
<i>Spirillum parvum</i> . . .	—	0,0001 "
<i>Chromatium Okenii</i> . . .	—	0,005 "
Urmeristemzellen . . .	0,005 " bis	0,024 "
<i>Buxus sempervirens</i>		
Palisaden	0,014 "	
<i>Ficus macrocarpa</i>		
Epidermiszellen . . .	0,039 "	
<i>Solanum tuberosum</i>		
Knollenzellen	0,2 "	
<i>Impatiens glandulifera</i>		
Stammparenchym . . .	0,79 "	0,186 mm
<i>Cucurbita maxima</i>		
Blattstielhaare	2,26 "	
<i>Musa</i> -Tracheiden	über 10,0 "	0,8—0,1 mm
<i>Boehmeria nivea</i>		
Bastzellen	bis 220,0 "	0,04—0,08 mm

Innere Bedingungen. Die definitive Größe einer Gewebezelle wird, außer durch innere Faktoren, durch verschiedene extrazelluläre Bedingungen bestimmt. Zu den inneren Faktoren zählt der im Vorhergehenden besprochene Einfluß des Kerns. So sind die sehr langen Sklerenchymzellen und Milchröhren zumeist mehrkernig. Andererseits sind verschiedene Haare, trotz ihrer erheblichen Länge einkernig. Der determinierende Einfluß des Kerns dürfte folglich dem physiologischen Zustand untergeordnet sein und man kann nicht a priori sagen, wie groß die „Wirkungssphäre“ des Kerns werden kann. Übrigens weiß man nicht, bis zu welchem Grad das Wachstum von der direkten Tätigkeit des Kerns

¹⁾ SANIO, 1868, S. 401.

²⁾ Siehe DE BARY, 1877, S. 172.

³⁾ DE BARY, 1877, S. 176; STRASBURGER, 1891, S. 510.

⁴⁾ MOHL, Vermischte Schriften, 1845, S. 142.

⁵⁾ AMELUNG, 1893, S. 202.

⁶⁾ MOHL, 1851.

⁷⁾ AMELUNG, 1893, S. 205.

oder sogar des Plasmas abhängt¹⁾. Endlich dürften im Gewebe benachbarte Protoplasten einen nicht unerheblichen Einfluß namentlich auf das „gleitende Wachstum“ ausüben können.

Die Zellgröße ist eine Funktion der Lage im Körper. Nach SANIO (1863) nimmt die Größe der Tracheiden im Kiefernholz von innen nach außen durch eine Anzahl von Jahresringen hindurch zu, bis eine bestimmte Größe erreicht ist, die dann für die folgenden Jahresringe konstant bleibt. Ferner sind die Tracheiden nicht gleich groß in der ganzen Länge eines Sprosses, sondern ihre Größe nimmt von der Basis nach der Spitze hin allmählich zu, um dann wieder abzunehmen.

Eine verschiedene Größe auf verschiedener Höhe der Triebe zeigen auch die Parenchymzellen. HÄMMERLE (1898) fand eine Zunahme der Länge der Markzellen bis zu einem Maximum; weiter nach der Spitze werden sie kürzer. Umgekehrt nimmt ihre Breite von unten nach oben zuerst rascher, dann langsam ab. SIERP (1914) fand bei den Stengeln verschiedener Pflanzen eine regelmäßige Abnahme der mittleren Zellgröße nach oben (gemessen an der Epidermis von *Pisum*, *Mirabilis*, *Lathyrus* u. a., dem Mark von *Mirabilis*, der Gefäßweite von *Mirabilis*, *Nigella* usw.). Bei einer großen *Pisum*-Art waren die Zellen unten klein, nahmen bis zu einem Maximum zu, um dann gegen die Spitze des Stengels wieder zu fallen. Auch in anderen Organen kommen Schwankungen der Zellgröße vor.

Im Blatt wurden Unterschiede der Zellgröße von EMMY KLIENE-BERGER²⁾ aufgefunden. Sie zeigte, daß die Größe der Epidermiszellen eines *Aspidistra elatior*-Blattes an der Blattbasis am kleinsten ist (gemessen wurde sowohl Länge als Breite und das Produkt genommen), um bis zur Blattmitte allmählich zuzunehmen, wo ein Maximum erreicht wird. Von der Blattmitte bis zur Blattspitze findet dann eine recht beträchtliche Größenabnahme statt. Ähnlich lagen die Verhältnisse beim Blatt von *Allium Cepa*. Fr. KLIENE-BERGER untersuchte auch die Kerngröße und fand, daß dieselbe zwar etwas im Sinn der Zellgröße wechselt, im großen ganzen aber viel konstanter als diese ist.

Sind den Zellen in einem Gewebe verschiedene physiologische Aufgaben zuerteilt, pflegt sich dies häufig auch in der Größe abzuspiegeln. Im Mark von *Dichorisandra undulata* hatten die mit Stärke dicht erfüllten Zellen eine maximale Länge von 0,156 mm, eine maximale Weite von 0,159 mm³⁾. Die mit Stärke nicht vollständig erfüllten, Gerbstoff enthaltenden Zellen des Marks erreichten nur Dimensionen von 0,150 und 0,114 mm. In der primären Rinde zeichnen sich manchmal die anthokyanführenden Zellen vor den benachbarten ungefärbten durch besondere Größe aus⁴⁾, so bei *Chaerophyllum aureum* und *Ch. aromaticum*, *Polygonatum commutatum* u. a. Auch das Umgekehrte kann vorkommen, wie bei *Xanthium strumarium*. In andern Fällen lassen sich wiederum solche Unterschiede nicht mit Sicherheit nachweisen.

¹⁾ Vgl. die Befunde FITTINGS (1900, S. 107) und BEERS (1916, S. 288) über das Wachstum der Makrospore von *Selaginella* bzw. der Pollenkörner.

²⁾ 1918, S. 226; SIERP (1914) konnte regelmäßige Schwankungen beim Blatt nicht nachweisen. PAULMANN, 1915, S. 227.

³⁾ EBERHARD, 1900, S. 22.

⁴⁾ BERTHOLD, 1898, S. 211, 212; 1904, S. 80.

Zu den inneren Bedingungen würde nach VAN WISSELINGH (1920, S. 80) bei *Spirogyra* die Dicke der Querwand gehören, die mit der Zellgröße zu korrelieren scheint. Die Lage des Kerns übt hier auch Einfluß auf die Größe der Tochterzellen aus. Die Teilungsgröße zeigt deshalb eine Variation, wie aus folgender nach VAN WISSELINGH (1920, S. 85) wiedergegebenen Tabelle erhellt:

Differenz in der Größe der Tochterzellen in Prozent.					
In 563 Fällen beträgt die Differenz von	0	bis	5	à	6%
" 282 " " " " "	5	à	6	"	10
" 141 " " " " "	10	à	11	"	14
" 71 " " " " "	14	à	15	"	18
" 35 " " " " "	18	à	19	"	22
" 18 " " " " "	22	à	25	"	26
" 9 " " " " "	25	à	26	"	30
" 4 " " " " "	30	à	34	"	33
" 2 " " " " "	34	à	36	"	42
" 1 " " " " "	36	à	37	"	42
" 1 " " " " "	37	à	38	"	42

Da die Variationsbreite der Tochterzellenlänge größer zu sein scheint als die der Mutterzellenlänge, ergibt sich der Schluß, daß beim späteren Wachstum ein Teil der Teilungsdifferenz ausgeglichen wird.

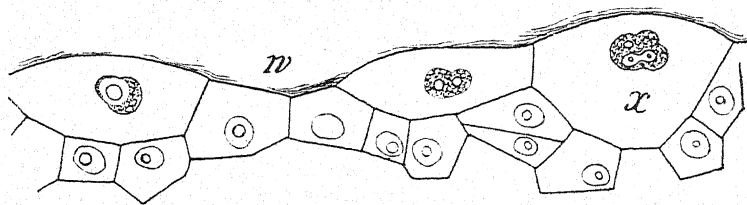


Fig. 48. Aus einer gequetschten und nach zwei Tagen fixierten Wurzel von *Pisum sativum*. w = Wundfläche. Die abnorm großen Zellen (x) enthalten wahrscheinlich didiploide Kerne. Nach NĚMEC 1910.

Äußere Bedingungen. Die definitive Größe, die die Gewebezellen erreichen, ist in viel erheblicherem Grad als bei den Embryonalzellen von äußeren Bedingungen abhängig. Fast alle Eingriffe, die formativ wirken, beeinflussen auch die Zellgröße. In Geweben ist es natürlich schwer zu entscheiden, bis zu welchem Grad die Zellgröße direkt durch ein äußeres Agens oder indirekt durch die Veränderungen der „intrasomatischen“ Bedingungen eine Abänderung erfährt. Deshalb lassen sich auch zumeist keine allgemeinen Regeln für das Verhalten der Zellen in etiolierten, verzweigten, überernährten usw. Individuen angeben.

In etiolierten Pflanzen von *Solanum* und *Ranunculus repens* fand KÜSTER (1916, S. 29), daß das „Grundgewebe“ aus abnorm großen Zellen bestand. Sie waren 2—3 mal länger als in Lichtpflanzen. Eine Verlängerung der Haarzellen an etiolierten Internodien fand SCHÖBER (1886). Auch Pollenkörner können unter denselben Umständen abnorm groß werden¹⁾. In anderen Fällen scheint die Zellgröße durch das Etiollement unbeeinflusst zu bleiben²⁾. Feuchtigkeitserhöhung ruft Intumescenzen, „Perldrüsen“ usw. hervor; diese Bildungen enthalten hypertrophierte Zellen.

¹⁾ TISCHLER, 1908, S. 33, 80.

²⁾ KLIENEBERGER, 1918, S. 232 (*Allium*-Blätter); über Pilze, Algen und Moose vgl. KÜSTER, 1916; PFEFFER, 1904, S. 102.

Ernährungsunterschiede der verschiedensten Art üben einen großen Einfluß auf die Zellgröße aus, wie Arbeiten von GAUCHERY (1899), GRIFFON (1899), PETHYBRIDGE (1899), HARTIG (1892, 1896), SIERP (1914)¹⁾ u. a. gezeigt haben. Schlecht ernährte, verkümmerte Individuen besitzen häufig kleinere Zellen als normale bzw. Riesenexemplare (GAUCHERY, SIERP). Die in guter Erde zur Entwicklung gekommenen Abkömmlinge der Kümmerzwerges erhalten größere Zellen²⁾. In Zwergexemplaren von *Cardamine pratensis* hatte die Größe der Epidermiszellen der bei guter Kultur neu entstandenen Blätter im Verhältnis 1,14 : 1 zugenommen. Normale Exemplare hatten 2,54 mal größere Zellen (SIERP 1914, S. 68). Bei *Spirogyra* wird nach VAN WISSELINGH (1920, S. 79) die Zellenlänge u. a. vom Licht beeinflusst. Geringe Lichtintensität ruft längere Zellen hervor, bedingt also eine Art von Etiolement.

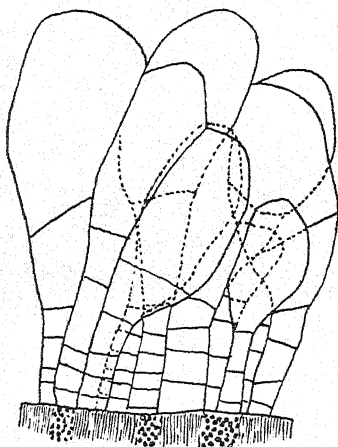


Fig. 49. Kallusbildung des Holzparenchyms an Stecklingen von *Populus nigra*. Nach S. SIMON.

Riesenzellen entwickeln sich namentlich in Kallusgeweben, Intumescenzen und Gallenbildungen. Durch Hypertrophie kann die Zellgröße außerordentlich über das normale Maß zunehmen, ohne das Teilung eintritt. Manchmal sind die Riesenzellen mehrkernig oder enthalten einen durch Verschmelzung entstandenen Riesenkern. Das abnorme Zellenwachstum scheint in diesen Fällen durch wiederholte Teilung der Kerne aber ausgebliebener Wandbildung ermöglicht zu sein. Auch durch verschiedene künstliche Eingriffe läßt sich Mehrkernigkeit und abnorme Zellgröße darstellen³⁾.

Die gesamten physiologischen Erfahrungen erlauben den Schluß, daß es eigentlich keine „definitive Zellgröße“ gibt, sondern die Dimensionen der Elementarorgane sind eine Funktion der Bedingungen. Scheinbar „fertige“ Zellen sind durch äußere Eingriffe (Verwundung, Insektenstiche, Transplantation, Unterdrückung der Fortpflanzung⁴⁾ usw.) zu erneutem Wachstum zu bringen. Die isolierten Markzylinder verschiedener Pflanzen können durch Neuzuwachs eine erhebliche Verlängerung erfahren⁵⁾. Schon durch Aufhebung der Gewebespannung tritt zumeist eine erhebliche Verlängerung der inneren Gewebe ein⁶⁾, wie auch durch künstliche Druckwirkung die Zellgröße deprimiert wird⁷⁾. Isolierte Blätter können z. T. durch Zellvergrößerung erheblich über die normale Größe hinaus wachsen⁸⁾. Die Krümmungsbewegungen junger Organe und älterer

¹⁾ Weitere Literatur bei KÜSTER, 1916, S. 209 ff.

²⁾ Vgl. auch MATTHAEI, 1912.

³⁾ KÜSTER, 1916, S. 272 ff.; hier weitere Literatur. Vgl. auch NĚMEC, 1910.

⁴⁾ VÖCHTING, 1908.

⁵⁾ G. KRAUS, 1867; N. J. C. MÜLLER, 1872.

⁶⁾ SACHS, 1887, S. 581.

⁷⁾ PFEFFER, 1893, S. 328, 422; WAKKER, 1898; HOTTES, 1901; PREIN, 1908.

Über den Einfluß mechanischen Zuges: BARANETZKY, 1901; WIEDERSHEIM, 1902.

⁸⁾ LINDEMUTH, 1904; MATHUSE, 1905; LÖHR, 1908.

Zweige finden durch entsprechende Verlängerung der Zellen auf der Konvexseite statt, während die auf der Konkavseite stehenden Zellen bei einer abnorm kleinen Größe stehen bleiben. In folgender Tabelle ist nach CIESIELSKI (1872) die Länge der Rindenzellen einer scharf gekrümmten Erbsenwurzel angegeben (vgl. auch BÜCHER 1906).

	Länge	Breite	Dicke
Zellen auf der Konvexseite . .	0,125 mm	0,045 mm	0,042 mm
" " " Konkavseite . .	0,020 "	0,025 "	0,026 "
" in geraden Wurzeln . .	0,099 "	0,035 "	0,032 "

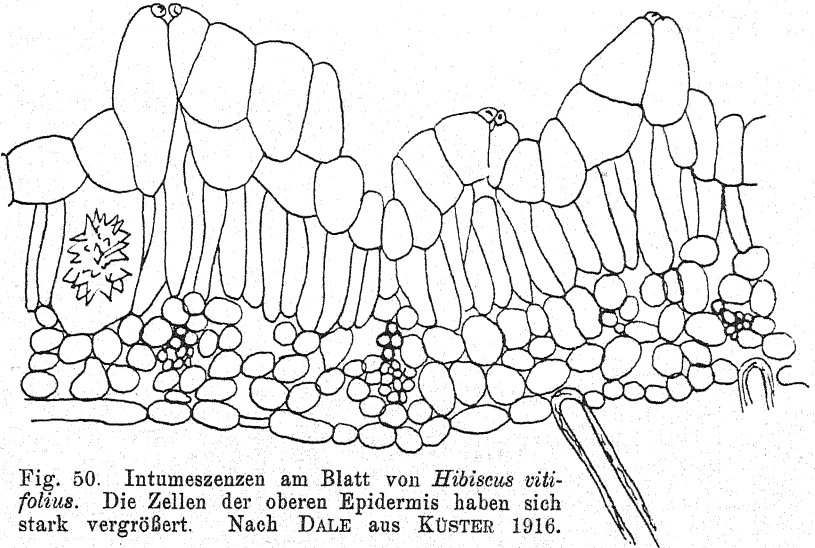


Fig. 50. Intumescenzen am Blatt von *Hibiscus vitifolius*. Die Zellen der oberen Epidermis haben sich stark vergrößert. Nach DALE aus KÜSTER 1916.

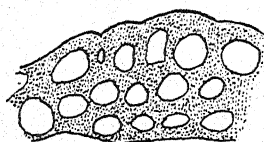
4. Beziehungen zwischen Zellgröße und Organgröße. Obwohl die Größe der Zellen in den fertigen Geweben und Organen großen Schwankungen unterworfen ist, indem nicht nur in verschiedenen Individuen sondern auch in demselben Gewebe je nach dem morphologischen Ort die Dimensionen schwanken, besitzt jede Art (wenigstens jede „reine Linie“) für jedes Gewebe eine erblich festgelegte mittlere Zellgröße (AMELUNG 1893, S. 176, STERP 1914, S. 69). Anders ausgedrückt: Die Zellgröße schwankt wie die anderen Merkmale des Individuums um einen Mittelwert. Dieses gilt auch für Zellfäden, z. B. von *Spirogyra*, wie aus GERASSIMOFFS (1902, S. 229ff.) Tabellen IV—VII hervorgeht.

Individuelle Variation der totalen Oberfläche von *Spirogyra*-Zellen nach GERASSIMOFF (1902, Tab. VII).

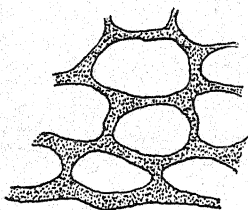
Totale Oberfläche in 1000 μ^2	13 20 30 40 50 60 70 80 90 100 110 120 130 140 150																
	13	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150		
Gewöhnliche Zellen	577	5363	3964	1032	135	13	3		1								
Didiploidkernige Zellen			6	99	1790	1802	1361	807	457	224	58	28	23	2			
Zweikernige Zellen				26	977	2452	2380	1820	794	310	66	21	3	1	1		

Die Schwankungen sind mehr oder weniger groß; im allgemeinen sind sie erheblicher als die Messungen von AMELUNG zeigen. Der aus diesen von SACHS abgeleitete Satz, daß „homologe Organe derselben oder verschiedener Pflanzen aus nahezu gleich großen Zellen“ beständen, auch wenn die Organe sehr verschiedene Größe haben, läßt sich nach den neueren Erfahrungen nicht mehr aufrecht erhalten (SACHS 1893, S. 70, vgl. STRASBURGER 1893, S. 118, SCHNEGG 1902. Für das zoologische Gebiet: CONKLIN 1912, S. 159).

Es läßt sich überhaupt keine allgemeine Regel über das Verhalten der Zellgröße bei schwankender Individuengröße angeben. Die Sache wird dadurch kompliziert, daß frühere Forscher nicht zwischen Rassen-



a



b

Fig. 51. *Euphorbia heterophylla*. Stücke des Kollenchyms aus der Mitte der Krümmungszone eines rechtwinkelig geotropisch auf gekrümmten Sprosses. Versuchsdauer etwa 10 Wochen. a aus der konvexen Seite. b aus der konkaven Seite. Vergr. 200.

Nach BÜCHER 1904.

verschiedenheit und individueller Variation in reinen Rassen unterschieden haben. Die von SORAUER (1909, S. 143), FRANK (1880, S. 271), LIPPOLD (1892) und GAUCHERY (1899) untersuchten Zwergformen dürften zu den Kümmerzwergen d. h. durch schlechte Ernährung, Kalkgehalt oder Wassermangel verursachten Modifikationen gehören. Diese Forscher fanden im Zwerg in der Regel kleinere Zellen als in normalen Individuen. Als Ausnahme erwähnt GAUCHERY die Epidermiszellen von *Matricaria chamomilla*, die bei beiden Formen gleich groß sind. Die von FRANK und SIERP (1914, S. 65) untersuchten Zwergformen hatten zwar kleinere Epidermiszellen als die normalen Pflanzen, die Reduktion der Zellgröße geht aber keineswegs in demselben Maße vor sich wie die Verkleinerung der ganzen Pflanze, sie fällt geringer aus. Bei *Draba verna* verhielten sich nach FRANK die Blattlängen des Zwergs und der Normalpflanze wie 6 : 1, das Längenverhältnis der Epidermiszellen war dagegen nur 3,5 : 1, mit der Verzweigung findet also auch eine Verringerung der Zellenzahl statt. Übrigens geht in verschiedenen Geweben die Reduktion der Zellengröße in verschiedenem Grade vor sich, was auch GAUCHERY fand.

Erbliche Riesenformen wurden von GREGORY (1911), GATES (1909) und KEEBLE (1912) untersucht (*Oenothera gigas*, *Primula sinensis*); auch hier zeigte es sich, daß die Zellgröße im Vergleich zu der kleineren Form (Mutterform) erheblicher war. Bei *Oenothera gigas* hatten die Epidermiszellen durchschnittlich 1,96 mal größere Volumen als bei *Oe. Lamarckiana*. Andere Zellenarten zeigten etwas andere relativen Größenverhältnisse; so war die Relation der Zellen an der Oberfläche der Stigmata 3,05 : 1, der Pollenmutterzellen 1,50 : 1. Diese Riesenform ist interessant, weil sie doppelt so viele Chromosomen (28 gegen 14) als die Mutterform hat; auch die Kerne im Synapsisstadium haben das doppelte Volumen gegenüber den Kernen von *Oe. Lamarckiana*.

Die Riesenform von *Primula sinensis* hatte nach GREGORY gleich viele Chromosomen (24) wie die normale Form, dieselben waren aber

entsprechend größer, wie auch die Kerne. In den von WINKLER aufgefundenen Riesenformen von *Solanum nigrum* und *Sol. lycopersicum* bestand ein Parallelismus zwischen Chromosomenzahl und Zellgröße, indem die sämtlichen Gewebe der Riesenform — die doppelt so viele Chromosomen als die Normalform hatte — aus größeren Zellen bestanden. Genauere Messungen hat WINKLER nicht gemacht.

In den geschilderten Fällen scheint also, bei etwa gleichbleibender Kern-Zellen-Relation und Zellenzahl, die Riesenform einfach durch erbliche Volumenvergrößerung der Zellen entstanden zu sein. Auch in einigen von SIERP untersuchten Zwergformen (*Solanum*, *Pisum*, *Zea*, *Clarkia*) wurde eine Veränderung (hier Verkleinerung) der Zellgröße beobachtet, ohne daß sich jedoch überall ein deutlicher Parallelismus mit der Individuengröße ergab¹⁾. Bei drei von CORRENS (1901) untersuchten Maissorten ging die Größe der Aleuronzellen annähernd parallel mit der Körnergröße. Andere Zwergformen (*Mirabilis*, *Lathyrus*) hatten nur etwas kleinere oder gleich große Zellen wie die Normalsorte. Bei *Nigella* waren sogar die Zellen größer als bei den normalen Pflanzen.

Zusammenfassend kann man also feststellen, daß sowohl betreffs modifikativer wie betreffs erblicher Zwerg- und Riesenformen eine sehr große Variation herrscht hinsichtlich der Mittel, durch welche die Größenänderungen zustande gekommen sind, indem alle denkbaren „Methoden“ ausgenützt sind: Es kann erstens nur die Zellengröße oder zweitens nur die Zellenzahl oder endlich drittens sowohl Größe wie Zahl der Zellen verändert werden, und die Größe und Zahl der Zellen kann sich in einzelnen Fällen umgekehrt wie die Individuengröße verhalten. Die Zellgröße folgt also ihren eignen, von der Organgröße mehr oder weniger unabhängigen Gesetzen. Erst neue, statistisch geführte Untersuchungen werden die Beziehungen zwischen der Variation der Zellgröße bzw. der Zellenzahl und der Individuengröße in einzelnen Fällen klarlegen können: Die vorliegenden Tatsachen lehren, daß die Beziehungen bei verschiedenen Pflanzenarten höchst verschieden sind.

Die gegenwärtigen Erfahrungen scheinen nur den Schluß zu rechtfertigen, daß die Zellgröße zwar nicht immer, aber häufig eine geringere Variationsbreite hat als die Zellenzahl. Dies geht aus den oben zitierten Befunden von FRANK und SIERP hervor. Bei den etiolierten 10- bis 20fach gegen die normalen verlängerten Blattstiele von *Ranunculus repens* sind die Zellen nur 2- bis 3mal verlängert²⁾. Und überblickt man mit SACHS (1893, S. 71) das gesamte Pflanzenreich, so wird man ihm darin Recht geben, daß die Zellgröße gegenüber der außerordentlich wechselnden Größe der Individuen innerhalb ziemlich enger Grenzen schwankt. Während die Lineardimensionen ganzer Pflanzen in einer Skala von 1 bis 100 000 000 schwanken, bewegen sich die Dimensionsänderungen der Zellen höchstens zwischen 1 und 50, zumeist ist der Spielraum viel geringer, da nur sehr wenige fertige Zellen kleiner als 0,015 mm und größer als etwa 0,2 mm werden³⁾.

¹⁾ SIERP, 1914, S. 69; bei *Solanum* schwankte die Größe der Stärkekörner in gleichem Grad wie die Zelldimensionen.

²⁾ KÜSTER, 1916, S. 29.

³⁾ Man denkt hier vornehmlich an einkernige Zellen; mehrkernige Zellen gehören ja auch im großen ganzen zu den Ausnahmen.

Die Ursachen der relativ wenig schwankenden Größe der Zelle entzieht sich gegenwärtig unserer Kenntnis, und man kann hier nur auf die im Vorhergehenden besprochenen allgemeinen größenregulierenden Faktoren hinweisen, über die freilich wenig Faktisches bekannt ist. Jedenfalls besagt die spezifische Teilungsgröße der Chromosomen und des Kerns sowie die Kernplasmarelation nichts über die definitive Größe ausgewachsener Zellen, da der ruhende Kern unter Umständen sehr weit über die Teilungsgröße in Embryonalzellen hinaus wächst und da ja auch durch Fragmentation, bezw. Karyokinese bei ausbleibender Wandbildung, eine unbegrenzte Vermehrung der Kernmasse möglich wäre, und ja in gewissen Fällen tatsächlich vorkommt. Diese Möglichkeit eines unbegrenzten Wachstums wird aber im normalen Leben der Organe zu meist nicht ausgenutzt (nur bei Milchröhren, Embryosäcken usw.) und man darf deshalb annehmen, daß im Gewebe die Zellen gegenseitigen Hemmungen unterliegen, was auch dadurch bewiesen wird, daß sie an Wundflächen¹⁾ oder bei künstlicher Isolierung²⁾ wieder zu wachsen beginnen.

Während es einerseits ohne weiteres klar ist, daß die Größe der Zellen in Beziehung zu der jeweiligen Funktion steht (vgl. HABERLANDT 1918, S. 43) so begegnet es größeren Schwierigkeiten, die relativ konstante Größe der Zellen überhaupt teleologisch zu begreifen, denn eben die Siphoneen u. a. vielkernige Riesenzellen lehren, daß die Natur Mittel gefunden hat, auch ohne jede zellige Struktur eine bedeutende innere und äußere Differenzierung hervorzuzaubern. Man betrachtet wohl deshalb besser mit SACHS die Zellgröße als eine in die Organisation des Elementarorganismus niedergelegte fundamentale Eigenschaft, auf der, wie auf einem festen Boden, die Entwicklung alle die wechselnden Formen und Gestalten der höheren Pflanzenwelt gebaut hat. Die Zellgröße gehört folglich mit zu den fundamentalen Bauprinzipien des Organischen.

V. Form der Zelle

1. Allgemeines über die Formbildung bei freien Zellen. Schon lange bevor man etwas über die gestaltenden Kräfte im Protoplasma gewußt hat, wurde die Kugel als die Grundform der Zelle betrachtet. Nachdem HOFMEISTER und BERTHOLD die Aufmerksamkeit auf die flüssige Konsistenz des Zellinhaltes gelenkt hatten, wurde auch allgemein angenommen, daß ein Protoplasma klumpen bei Abwesenheit gestaltender Bedingungen Tropfenform erhält. Erst unter dem Einfluß von Kräften und Stoffen, die eine bestimmt gerichtete Gestaltungstätigkeit, bezw. Strömung im Protoplasma wachrufen, wird der Tropfen gezerzt und kann nunmehr die abenteuerlichsten Gestaltungen annehmen, wie Amöben, Myxomyceten und andere nackte Zellen lehren. Da das Plasma zudem seine Konsistenz selbsttätig verändern kann, so können sich wohl auch von der Tropfenform dauernd abweichende Formen erhalten ohne die Stütze einer starren Haut, wie dies die langgestreckten oder birnförmigen Schwärmer von Algen und Schleimpilzen lehren (vgl. Abschnitt II). Da aber eine so leichte Beweglichkeit und Verschieb-

¹⁾ Z. B. bei *Padina pavonia* (BITTER, 1899, S. 255); *Cattleya* (KÜSTER, 1916, S. 61).

²⁾ HABERLANDT, 1902; HABERLANDTs Ergebnisse sind bisher unbestätigt geblieben.

barkeit der Teile, wie sie allein im flüssigen Zustande möglich ist, ein Charakteristikum des lebensfähigen pflanzlichen Plasmas ist, so wird die besondere Gestalt des Zellkörpers in der Regel entweder durch besondere Aussteifungsstrukturen im Innern oder zumeist durch eine feste äußere Haut gesichert. Durch Ausbildung eines osmotischen Überdruckes hat die Zelle außerdem für die Formerhaltung gesorgt, auch wenn die Membran so dünn und geschmeidig ist, daß sie ohne die Turgorspannung wie ein leerer Sack zusammensinken würde; hierbei ist freilich zu bemerken, daß auf Grund der elastischen Wandspannung ein Streben nach der Kugelform besteht, so daß bei hohem Turgor eine ausgesprochen differenzierte Elastizität der Haut verlangt wird, um besondere Formen zu erhalten. In der *Caulerpa*-Zelle sollen nach JANSE die inneren Cellulosebalken eben die Aufgabe haben, die flache Form gegen das durch den Turgor bedingte Abrundungsbestreben zu erhalten (JANSE 1889, S. 263)¹⁾.

Die Einzelligen zeigen zum Überfluß, daß die isolierte Pflanzenzelle fast jede denkbare Form annehmen kann. Wie die wechselnden Gestalten sich entwickeln, kann hier nicht im einzelnen erörtert werden. Zumeist wird die Gestalt von der starren und mehr oder weniger zugfest gebauten Wand getragen und kommt durch spezifisch gelenkte Wachstumstätigkeit zustande. Der Protoplast baut seine Wand wie die Schnecke ihr Haus. Die Grundform der Zellenform wird zumeist durch ein wirklich extensives, nach außen gerichtetes Wachstum, angelegt. Die feineren Ausgestaltungen, wie die Wandskulptur der Diatomaceen und Peridineen finden durch Auflagerung von Wandsubstanz nach gewissen Mustern statt. Wie es hierbei des Näheren zugeht ist größtenteils wenig bekannt und soll uns nicht weiter beschäftigen (vgl. Abschn. „Zellwand“). Als ein bemerkenswerter Zug der zellulären Gestaltung ist die häufig ausgesprochene Symmetrie zu erwähnen.

Die Rolle, die der Protoplast bei der Formbildung der Zelle spielt, ist wenig bekannt.

Dem Protoplast könnte die Aufgabe einer die spezifischen Wachstumsrichtungen dirigierenden Tätigkeit zukommen. Derselbe könnte

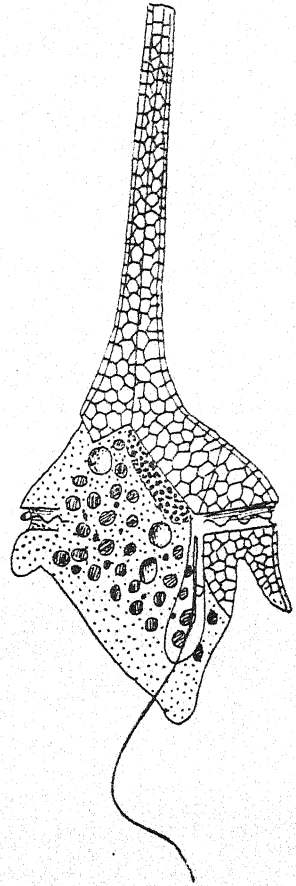


Fig. 52. *Ceratium hirundella*. Ein aus der Teilung soeben hervorgegangenes Individuum. Das nackte Protoplasma, ohne morphologisch differenziertes Ektoplasma, weist eine typische Form auf, die nur bei bedeutender Starrheit der Oberfläche des Plasmas denkbar ist. Nach LAUTERBORN aus GURWITSCH 1904.

¹⁾ Die großen rundlichen *Valonia*-Zellen ermangeln dagegen der Querbalken.

auch an sich Gestaltungstätigkeit besitzen. Die Bildung der Schwärmsporen und Gameten bei den Algen beweist ja, daß auch in der Grundmasse des Protoplasmakörpers gestaltende Kräfte tätig sind und in Übereinstimmung hiermit fand KLEBS, daß der durch Plasmolyse von der alten Zellwand zurückgezogene Protoplast von *Zygnema* noch im nackten Zustand zylindrische oder andere von der Kugelform abweichende Gestalt annahm, die dann nach Ausscheidung einer neuen Zellhaut fixiert wurde (KLEBS 1888, S. 527). Es ist also nicht ausgeschlossen, daß die Gestalt von zylindrischen Zellen, wie bei *Zygnema*, *Mesocarpus*, *Spirogyra* u. a., durch aktive Formbildung des Protoplasmaschlauches entsteht. Hierbei bleibt wohl vor allem an die Hautschicht zu denken, denn das „Körnerplasma“ ist ja zumeist in steter Bewegung begriffen.

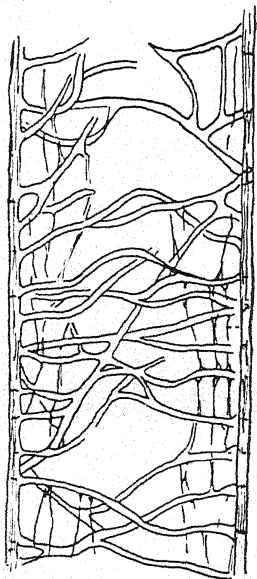


Fig. 53. *Caulerpa*. Teil eines Blattes mit den Zellulosebalken.
Nach OLTMANN 1904.

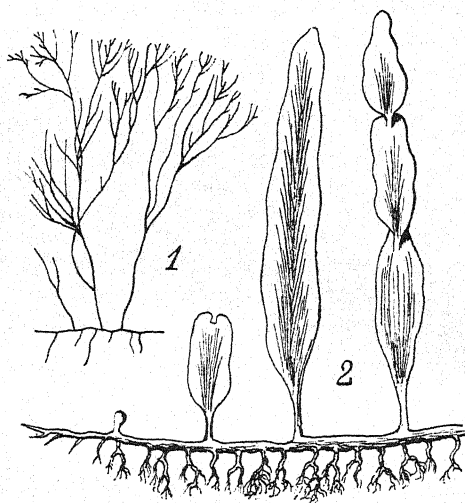


Fig. 54. 1. *Caulerpa fastigiata*. 2. *C. prolifera*.
Nach REINKE.

In anderen Fällen, wie bei der mit Spitzenwachstum begabten *Vaucheria*, bei Pilzhyphen und Wurzelhaaren usw., ließe sich wohl die Entstehung der zylindrischen Form ohne aktive Formbildung im Protoplasmaschlauch begreifen. Wie bei der raschen Dehnung des eigentümlichen Ringes bei *Oedogonium* dieser genau die Gestalt einer Zylinderfläche annehmen kann, bleibt allerdings ohne Annahme einer spezifischen Gestaltungsfähigkeit unverständlich. Eine solche autonome Gestaltungsfähigkeit könnte selbstverständlich sehr wohl in der wachsenden Zellhaut selbst verborgen sein, ohne daß man dieselbe mit WIESNER (1892, S. 62) für ein lebendes Organ halten müßte. Die Zellhaut hat ja, wie namentlich Untersuchungen im polarisierten Licht lehren, eine komplizierte, an die der Kristalle erinnernde Molekularstruktur, sie dürfte deshalb vielfach einen räumlich differenzierten Zuwachs aufweisen; schon hieraus wären dann manche sonst unerklärliche Gestalten der Zellen zu verstehen. Am besten faßt man wohl die Gestaltung der Zelle als das Resultat der

spezifischen Wachstumsweise der organisierten Zellulosehaut und der das Wachstum in besondere Bahnen lenkenden Tätigkeit des Protoplasten auf.

2. Die Formen der freilebenden Elementarorganismen lassen sich unter folgende Gruppen bringen, zu denen wir einige Beispiele beibringen:

a) Kugelform: Coccaceen, einzellige Schizophyceen, *Pleurococcus* und verschiedene als Flechtengonidien tätige Kugelalgen, *Halosphaera*, *Volvox*-Zellen (die ganze Kolonie ist etwas eiförmig), ferner die Ruhestadien und Zygoten einer Reihe niederer Organismen, Hefezellen usw.

b) Stäbchen-Zylinderform (fast immer mit abgerundeten Enden: Bacteriaceen, einzelne Bacillariaceen (*Pinnularia*); gekrümmte bzw. gedrehte Stäbchen bilden verschiedene Spirillaceen; keulenförmig werden Tetanusbazillen usw.

c) Birnen- oder Spindelform: Verschiedene freibewegliche Organismen wie *Euglena*, *Rhodomonas*, *Haematococcus* u. a., Schwärsporen und Gameten mehrerer Fadenalgen. Diese Zellen haben das gemeinsame, daß sie keine starre Haut besitzen, nur einen sogen. „Periplast“ und infolgedessen zu weitgehenden Formveränderungen befähigt sind; so kann sich *Euglena* und viele andere grüne Protisten unter gewissen Beleuchtungsverhältnissen auf ein festes Substrat niederlassen und ihre elegante Schwimmform aufgeben; ähnliches gilt für die Zoosporen und Gameten nach dem Ende der Schwärmzeit, bzw. der Kopulation.

d) In eine besondere Gruppe gehören die Dinoflagellaten, Desmidiaceen und Bacillariaceen, wo die zelluläre Formbildung sowohl betreffs räumlicher Ausgestaltung wie betreffs verwickelter Struktur der Wandung zu hoher Vollendung gebracht ist. Den Preis verdienen hier die Planktonalgen mit ihren wunderbaren Schwebeeinrichtungen.

e) Als letzte Kategorie seien die thallosen Zellen, *Botrytis*, Siphonocladien, *Bryopsis*, *Caulerpa*, *Vaucheria* usw. aufgeführt. Charakteristisch ist hier die deutliche Gliederung der Zelle in Wurzelteil und assimilierenden und der Fortpflanzung besorgenden Teil, also eine weit getriebene Arbeitsteilung, die bei keiner anderen Zellform wiedergefunden wird.

Innerhalb der fünf Kategorien gibt es unzählige besondere Zellformen. Dies gilt für die dritte, aber namentlich für die vierte und

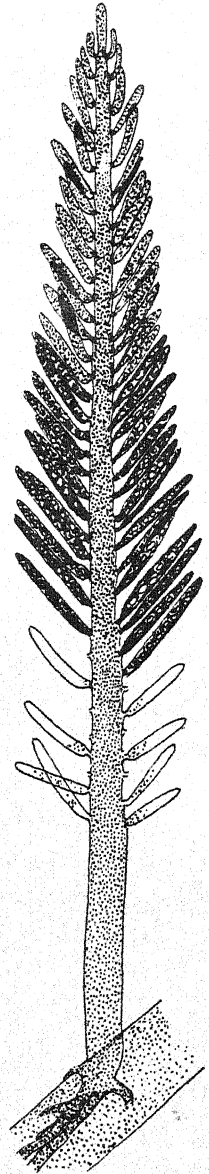


Fig. 55. *Bryopsis cupressoides*. Nach OLTMANNS 1904.

fünfte Gruppe. Die Formenmannigfaltigkeit ist natürlich mit dieser schematischen Gruppierung keineswegs erschöpft; es gilt aber für uns hier nur das Hauptsächlichste zu berücksichtigen. Nicht jede Besonderheit in der Gestaltung hat einen deutlichen Zweck. Die Wandskulptur der Diatomeen und Dinoflagellaten hat wohl einen mechanischen Zweck,

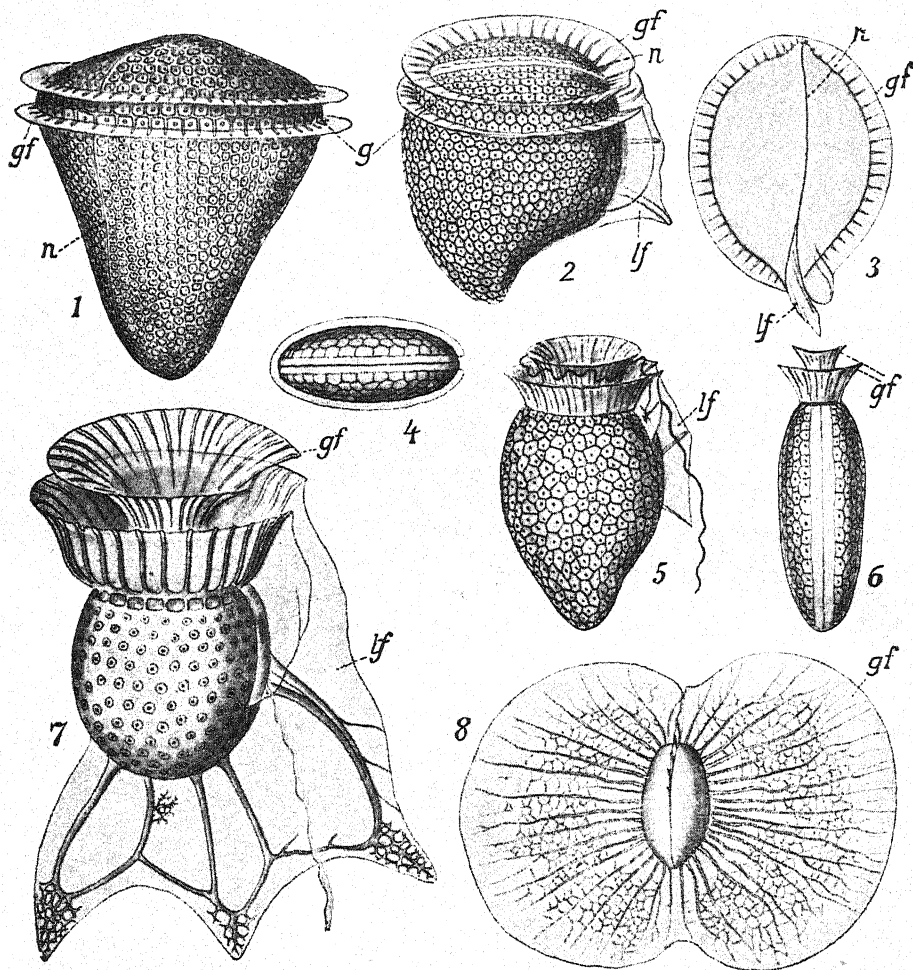


Fig. 56. Peridineenformen. 1–3 *Phalacroma Mitra*. 4–6 *Dinophysis acuta*. 7 und 8 *Ornithocerus magnificus*. Nach SCHÜTT aus OLTMANN'S 1904.

oder sie erleichtert das Schweben, aber die bunte Mannigfaltigkeit ist mehr wie eine nutzlose, obwohl schöne Variation, gleichwie bei den Kristallen. Hier, wie überhaupt im organischen Reich, lassen sich wirklich zutreffende Zweckerklärungen nur für das Typische in der Mannigfaltigkeit herausfinden.

Demgemäß finden wir bei den bewegungsfähigen Zellen in der Regel langgestreckte Form mit spitzen oder wenigstens abgerundeten Enden. *Euglena* ist z. B. so ziemlich wie ein Fisch gestaltet und die

meisten anderen Zellen in dieser Gruppe sind nach vorn zugespitzt. Sogar die häufig vorkommende Asymmetrie des Zellkörpers dürfte eine Aufgabe bei der Bewegung haben, indem sie das Rotieren um die Achse und überhaupt die spiralförmige Fortbewegung bedingt; diese Art, sich in Spiralen fortzubewegen, ist ja nach JENNINGS' (1910) Darlegung von hoher Bedeutung für die Stenerfähigkeit und die Art und Weise wie diese Organismen auf Reize antworten. In ähnlichem Sinn wie Asymmetrie des Körpers wirken Spiraldrehung oder Krümmung desselben, wie Beobachtungen an Spirillen lehren.

Die häufig kahnähnlich zugespitzten, abgeplatteten Formen der Bacillariaceen-zellen dürften ebenfalls das Fortkriechen dieser Organismen im Bodenschlamm oder in dem von ihrem eigenen Körper erzeugtem Schleime befördern. Die Schwebereinrichtungen der Planktonkieselalgen sind ja so augenfällig, daß eine nähere Schilderung überflüssig erscheint.

Für ganz andere Zwecke sind die mächtigen Zellen unserer fünften Gruppe ausgeformt und man findet hier vornehmlich eine möglichst auf Flächenausdehnung u. a. für höhere Pflanzen charakteristische Anforderungen angelegte Ausgestaltung. Überhaupt fallen ja die Siphonozellen und Phycomyceten aus dem Rahmen des sonstigen Zellschemas; sie stellen Ausnahmen, gleichsam Experimente der Natur dar.

3. Die Zellenformen in Geweben. Aus der obigen Übersicht erhellt, daß, während kugelige einzellebende Zellen sowohl unter Bakterien wie Algen ziemlich häufig vorkommen, die Stäbchenform eigentlich nur unter den Bakterien Vertreter findet. Zumeist findet man diese Form nur in Zellenfäden, also bei einer etwas höheren Stufe des individuellen Lebens, sei es, daß die einzelnen stäbchenförmigen Elemente nur durch Schleim zusammengehalten werden, wie bei verschiedenen Bakterien und Bacillariaceen, oder mit den queren Endflächen fest miteinander verbunden sind, wie bei einer großen Zahl fadenförmiger Algen. Es ist auch leicht zu begreifen, daß die Stäbchenform zu der Bildung von Zellenreihen prädisponiert, während die Kugelform primitiver ist.

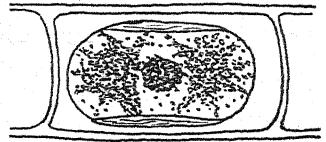


Fig. 57. *Zygema*.
In eine Mischung von Rohrzucker und Kongorot plasmolysiert (nach vier Tagen gezeichnet). Nach KLEBS 1886.

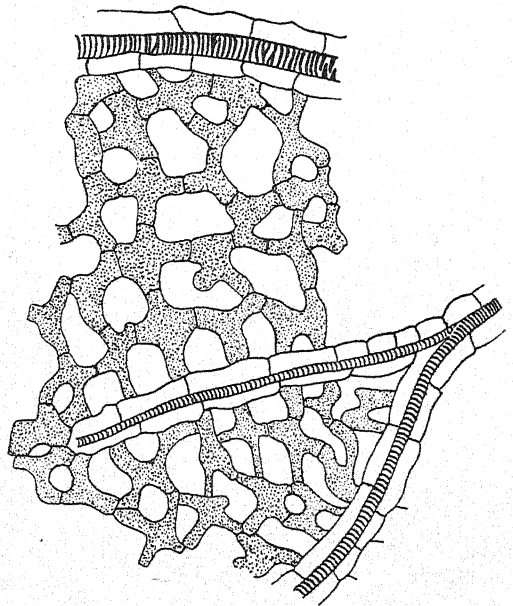


Fig. 58. Mesenchym des Kronblattes von *Verbascum nigrum*. Sternparenchymzellen, Leitparenchymzellen und Tracheiden. Vergr. 400. Original.

Sobald Zellen mittels gemeinsamer Wände aneinanderhaften, kommen außer den eigenen formgebenden Kräften noch die Beeinflussungen seitens der Nachbarzellen hinzu. Früher glaubte man, daß die charakteristische eckige Form der Zellen in dem lückenlosen Parenchym durch gegenseitigen Druck zustande käme. Es leuchtet aber ein, daß der innere hydrostatische Druck eher danach strebt, durch Abrundung der Zellen diese voneinander zu entfernen. Wir wissen auch jetzt, daß der Charakter der Zellgewebe dadurch erhalten wird, daß die Scheidewände gemeinsam sind und erst später in zwei Hälften gespalten werden, die dem inneren Drucke nachgebend zumeist nur an den Ecken auseinanderweichen.

Die Form der Urmeristemzellen stimmt wesentlich mit den sogen. PLATEAUSchen Regeln für die Anordnung der Wände in einem Schaum überein, aber die Wandanlage ist ein so komplizierter Vorgang, daß dabei auch anderen richtenden Kräften als der Oberflächenspannung Gelegenheit dargeboten wird, sich bei der ersten Ausgestaltung der Zellenform mitzubeteiligen (vgl. Kap. 8). Von dieser mehr oder weniger einer Wabe oder Schaumkämmerchen ähnelnden Grundform aus, die selbstverständlich bei Zellflächen oder Zellreihen entsprechend einfacher ausfällt, entwickeln sich nun die Gewbezellen nach den verschiedensten Richtungen. In gewissen Folgeremisten (Kambium) wird zumeist infolge besonderer Gestaltung und Längsteilung der embryonalen Zellen den aus ihnen entstehenden Gewebeelementen schon von Anfang an eine langgestreckte Form aufgeprägt, die dann bei Bastzellen, Holzzellen, Tracheiden durch individuelles („gleitendes“) Wachstum noch weiter entwickelt wird. In dem „Grundgewebe“ der Sprosse und Wurzeln strecken sich alle Zellen einer Querzone gleich stark, ohne sich zwischen einander einzukeilen, das Zellenwachstum koinzidiert hier mit Organwachstum und die Grundform der Zellen weicht nur wenig von dem Aussehen der Meristemzellen ab.

Eine Differenzierung im Gewebe kann schon durch dimensionale Änderungen stattfinden z. B. bei den Leitbündelscheiden im Blatte, dem Palisadenparenchym, den Sekret- oder Reservenernährungsbehältern. Reichere Ausgestaltung bekommen Parenchymzellen erst nach Lockerung des Verbandes, indem also das Wachstum der Membran an bestimmten Punkten länger anhält, z. B. im Sternparenchym und Schwammparenchym. Weitere Differenzierung kommt durch Wandverdickungen zustande (z. B. Kollenchym, Epidermis, „Steinzellen“, Armpalisaden, Gefäße, Endosperm usw.). Endlich können einzelne Zellen sich gleichsam von der Gemeinschaft mit ihren Nachbarn absondern und ihre eigene Entwicklungsbahn durchmachen (verschiedene Sklereiden, „Idioblasten“, Schließzellen der Stomata). Daß Differenzierungen auch durch Kleinbleiben oder übermäßiges Wachstum einzelner Zellen, sowie durch besonderen Inhalt entstehen können, ist klar („Durchlaßzellen“ der Endodermis, Rhaphiden, Anthokyan, Milchsaft usw. führende Zellen).

Formdifferenzierung kann also durch Wachstum oder durch Wandverdickung stattfinden. Man kann deshalb „Wachstumsformen“ und „Strukturformen“ unterscheiden, etwa wie zwischen Morphologie und Anatomie der Organe unterschieden wird. Die Form der Embryonalzellen wird wesentlich durch die Richtung der Teilungswände bedingt, ist also „Teilungsform“. In folgender Tabelle ist eine Klassifizierung der Zellenformen nach diesen Gesichtspunkten versucht.

Übersicht der wichtigsten Zellformen

A. Urmeristemzellen. Isodiametrisch, mit meist quadratischem, fünf- oder sechseckigem Schnitt, typisch schaumkammerähnlich, niemals sphärisch, selten tafelförmig. Hierher gehören auch die Zellen vieler abgeleiteter Meristeme, wie Grundmeristem, Protoderm, Phellogen.

I. Typische Wachstumsformen

1. Durch allseitiges Wachstum entstanden: Parenchymzellen von Speicherorganen (Knollen, Kotyledonen, Endosperme, Fruchtfleisch usw.). Wasserzellen der Succulenten, Sekretzellen verschiedener Art.

2. Durch einseitiges Wachstum (Bevorzugung einer Wachstumsrichtung): a) Einfaches Parenchym („Grundgewebe“) der meisten Stengel und Wurzeln. Langgestreckte, stumpfe, im Querschnitt eckige Zellen.

b) Schlauchähnliche, häufig verzweigte Zellen. α) Leitparenchymzellen (unverzweigt), Palisadenzellen. β) Milchgefäße, Pollenschläuche, Wurzelhaare.

3. Durch differenziertes Wachstum entstehen: Schwammparenchymzellen, Aerenchymzellen, Sternparenchymzellen.

II. Typische Strukturformen

4. Epidermis- und Endodermiszellen, Korkzellen, Zellen des Annulus der Farnsporangien, Steinzellen (= Sklerenchymzellen).

5. Borkezellen, Zellen gewisser Endosperme (*Phoenix*, *Ornithogalum* u. a.).

6. Kollenchymzellen.

7. Spiralverdickte Zellen im Velamen der Luftwurzeln. Speichertracheiden.

8. Pollenkörner.

9. Armpalisadenzellen. Gefächerte Epidermiszellen. Zapfenrhizoiden.

III. Zellen, die sich sowohl durch Form als Struktur auszeichnen

10. Haare: Spindelhaare, Sternhaare, Schuppenhaare, Nymphaeaceenhaare, Brennhaare usw.

11. Spaltöffnungszellen.

12. Mechanische Idioblasten.

13. Gefäße. Siebröhren.

B. Meristemzellen besonderer Art: Procambium, Cambium: Form langgestreckt mit zugespitzten Enden.

I. Wachstumsformen

14. Cambiformzellen.

II. Strukturformen

15. Libriformzellen.

16. Tracheiden. Sklerenchymfasern. Bastzellen.

Die äußere Form der Gewbezellen ist in der Regel recht einfach. Völlige Regelmäßigkeit (Symmetrie) der Form wie bei einzellebenden Zellen oder Zellreihen trifft man jedoch selten, was natürlich damit zu-

sammenhängt, daß im Gewebe die einzelnen Zellen nur ausnahmsweise Gelegenheit finden, sich nach inneren Formprinzipien allein zu gestalten. Schon rein mechanisch beeinflussen sie einander beträchtlich. Auch eine so außerordentlich regelmäßige Wandstruktur wie bei den Bacillariaceen usw. vermißt man bei Gewebezellen; die hier auftretenden Wandverdickungen sind gröber und, ausgenommen bei Gefäßen und Velamenzellen, nicht vollständig regelmäßig angeordnet (die Tüpfeln halten selten gleiche Abstände ein usw.). Nur die sich vom Gewebeverband loslösenden Pollenkörner und Sporen besitzen eine mit derjenigen niederer Organismen vergleichbare Wandskulptur.

Diese Zellen, wie z. B. auch die Kopfzellen der Glandeln, erhalten auch eine schön regelmäßige, kugelige oder ellipsoidische Form. Hier entfaltet sich frei die „Grundform“ der Zellen.

Aber weniger gebundene Zellen haben es auch leichter, eine reichere Gliederung zu entfalten. So die „Idioblasten“, Milchröhren und gewisse Sklereiden in Blättern, also bei Zellen, bei denen die Entwicklung offen-

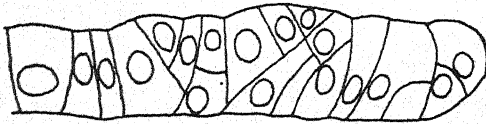


Fig. 59. Zellteilungen in den Gefäßanlagen einer dekapitierten Wurzel von *Allium cepa*.
Nach NĚMEC 1905.

bar in eigenen Bahnen läuft¹⁾. Ferner bei Haaren, die ja über den Gewebekörper hinausragen (man kann sich ja übrigens die Idioblasten vielfach als im Gewebe eingeschlossene Haare vorstellen). Idioblasten, wie Haare, können reich verzweigt sein, was sonst in dichten Geweben nicht vorkommt. Auch

an Größe übertreffen sie ihre Nachbarn, von denen sie sich zudem strukturell zu unterscheiden pflegen.

4. Abnorme Zellformen. Ganz abenteuerliche Zellformen trifft man unter abnormen Bedingungen, wie an Wurzelhaaren, Pilzhyphen oder Algen nach Vergiftung oder sonstiger Verschlechterung der Kulturbedingungen, in gewissen Gallen usw. Überhaupt sind pathologische Zellen im Gegensatz zu normalen durch eine unübersehbare, regellose Formenmannigfaltigkeit ausgezeichnet²⁾. Am auffallendsten sind hier zweifellos die Gestalten von Haaren und anderen freistehenden Zellen; aber auch im Gewebe können pathologisch neue Zelltypen auftreten (wie in den von VÖCHTING hervorgerufenen Geschwülsten bei *Helianthus* und Kohlrabi³⁾, bei den Urophlyctisgallen bei *Beta vulgaris*⁴⁾ oder es können durch abnorme Orientierung der Scheidewände Teilungsanomalien auftreten⁵⁾. Unter den pathologischen Zellformen trifft man also Teilungsanomalien, Wachstumsanomalien und Strukturanomalien⁶⁾. Ich werde einige Beispiele charakteristischer Anomalien jeder Gruppe herausgreifen und verweise betreffs weiterer Details auf die Werke von SORAUER, KÜSTER u. a.

¹⁾ Vgl. VÖCHTING, 1908, S. 236.

²⁾ KÜSTER, 1916, S. 346.

³⁾ VÖCHTING, 1908, S. 191, 233.

⁴⁾ P. MAGNUS, 1897.

⁵⁾ Siehe KÜSTER, 1916, S. 265 ff.

⁶⁾ Selbstverständlich kommen auch Inhaltsanomalien, obwohl seltener, vor (z. B. die „Nährhaare“).

1. *Teilungsanomalien*. Schiefstellung der Teilungswände ist von ANDREWS (1915) in *Tradescantia virginica* (Staubfadenhaare) unter dem Einfluß der Zentrifugalkraft, von RACIBORSKI (1896) bei *Basidiobolus ranarum* unter dem Einfluß steigender Konzentration der Nährlösung beobachtet. In chloralisierten Wurzeln stehen die Teilungswände häufig schräg oder sind gebogen; die Zellen bekommen auch sehr unregelmäßige Form dadurch, daß von ihnen größere oder kleinere Stücke durch Wände abgegrenzt werden (NĚMEC 1910, Kap. II). Auch durch traumatische Reize entstehen Teilungsanomalien. NĚMEC (1905 S. 219) beobachtete unregelmäßige Fächerung der Gefäßenlagen von *Allium cepa* nach Dekapitierung der Wurzel.

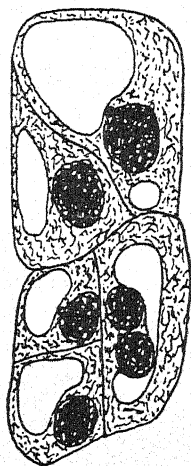


Fig. 60. Teilungsanomalien aus einer Wurzelspitze von *Vicia faba*, die nach einstündiger Behandlung mit 1% Chloralhydrat 22 Stunden in Sägespänen gewachsen war. Original.

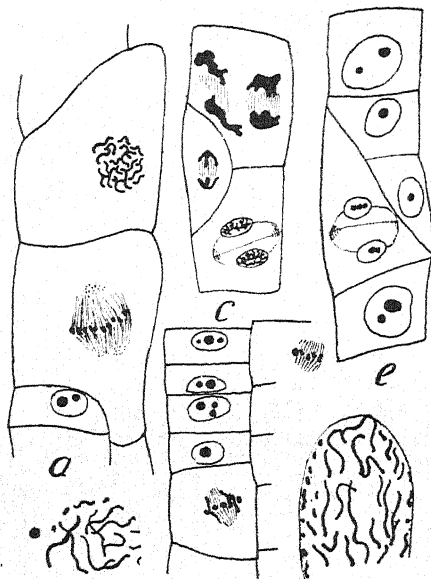


Fig. 61. Teilungsanomalien aus einer dreimal chloralisierten und nach zwei Tagen fixierten Wurzel von *Pisum sativum*. Nach NĚMEC 1910.

Wenn auf abnorme Teilung Wachstum folgt, so kann die Anomalie der Form verschärft, aber auch allmählich ausgeglichen werden. Auch durch Ausbleiben der Teilung, durch inäquale Teilung oder durch abnorm reichliche Fächerung wird die Zellform beeinflusst.

2. *Wachstumsanomalien*. Insofern diese unter Größenveränderung rubriziert werden können, siehe S. 101 ff. Hierher gehören die auffallendsten Anomalien. Sie entstehen durch differenziertes Wachstum; d. h. gewisse Bezirke der Zellhaut wachsen mehr als andere.

a) Im einfachsten Fall werden die Zellen durch Wachstum in einer Richtung außergewöhnlich lang, wie bei Intumescenzen und anderen durch hyperhydrische Gewebe verursachte Wucherungen, ferner bei Kallusbildung, bei gewissen Gallen (z. B. der durch *Oligotrophus Solmsii* auf Blätter von *Viburnum lantana* verursachten Galle¹⁾) usw.

¹⁾ KÜSTER, 1916, S. 153, Fig. 87.

b) Durch gesteigertes Wachstum auf einem Punkt entstehen haarähnliche Auswüchse. Diese Anomalien, die aus leicht ersichtlichen Gründen fast nur an der freien Außenfläche von Epidermis- oder Epithelzellen auftreten, sind bei vielen Gallen beobachtet, vornehmlich an Erineumgallen¹⁾. Auch die Thyllen wären hier zu nennen.

c) Durch gesteigertes Wachstum auf mehreren Punkten entstehen die verzweigten, keulenförmig aufgetriebenen und überhaupt in allen erdenklichen Gestalten metamorphosierten Wurzelhaare²⁾, Pilzhyphen³⁾, Haargallen⁴⁾, Kallusfäden⁵⁾ usw. Eigentümliche haarähnliche, verzweigte Auswüchse bekommen nach WÓYCICKI (1909) verschiedene Chlorophyceen unter dem Einfluß von Leuchtgas.

In Geweben können durch differenziertes Wachstum Sternzellen entstehen. So im Innern der schwammigen Gallen mancher eichenbewohnenden Cynipiden⁶⁾. Die Zellen hängen durch längere oder kürzere Arme zusammen; sie erinnern an die normalen Zellen dieses Formentypus (Sternparenchym, Schwammparenchym).

Durch gesteigertes Wachstum auf verschiedenen Punkten entstehen ferner die von VÖCHTING (1907) entdeckten verzweigten Sklerenchymfasern und verzweigten und verholzten Parenchymzellen (Idioblasten) in abnormen Gewebeneubildungen von *Helianthus* und Wirsingkohl.

d) Durch einseitiges Wachstum (Geschwindigkeitsunterschiede auf entgegengesetzten Seiten) entstehen die gekrümmten und gedrehten Tracheiden an der Verwachsungsstelle zwischen Reis und Unterlage, wenn das transplantierte Stück verkehrt eingesetzt wird⁷⁾, die gekrümmten Fasern im Wundholz⁸⁾ oder bei der Ansatzstelle eines Seitenzweiges nach Dekapitieren des Hauptsprosses⁹⁾. Zu nennen sind hier auch mehrere Anomalien im Spaltöffnungsapparat, wie umwallte Stomata, abnorm gekrümmte Schließzellen (STAPF 1878) usw.

3. *Struktur-anomalien*. Hierher gehören abnorme Verdickungen und Strukturen allerlei Art, z. B. die durch *Synchytrium myosotidis* verursachten Haargallen auf *Myosotis*¹⁰⁾, die an der dicken Membran unten eine ringförmige dünnere Zone besitzen, an der sich zur Zeit der Reife die Galle ablöst; ferner die von VÖCHTING aufgefundenen Kohlrabi-idioplasten. Auf der Außenseite von Kalluszellen treten häufig warzenähnliche Membranverdickungen auf¹¹⁾. Unregelmäßig netzförmig angeordnete Membranleisten entstehen ebenfalls an Kalluszellen¹²⁾, Thyllen usw. Denegative inwendige Membranverdickungen sind häufig beobachtet worden, namentlich in Pilzhyphen, Rhizoiden, Wurzelhaaren und Algenfäden¹³⁾. Membransubstanz wird in diesen Fällen als halbsphärische, zapfenähnliche oder anders gestaltete Vorsprünge an verschiedenen Stellen der Wand geschädigter oder im Wachstum gehemmter Zellen abgelagert.

Was die in Kallusbildungen oder Gallen auftretenden mechanischen Zellen betrifft, so sind sie zumeist wie normale Elemente dieser Art

¹⁾ KÜSTER, 1916, S. 160, 180, 335 und die dort stehenden Figuren.

²⁾ SCHWARZ, 1882; WORTMANN, 1889; COUPIN, 1909; KÜSTER, 1916, S. 243.

³⁾ REINHARDT, 1892;

⁴⁾ KÜSTER, 1916, S. 181. — ⁵⁾ VÖCHTING, 1908, S. 90. — ⁶⁾ KÜSTER, 1916, S. 191.

⁷⁾ VÖCHTING, 1892. — ⁸⁾ MAÛLE, 1895. — ⁹⁾ NEEFF, 1914. — ¹⁰⁾ P. MAGNUS, 1893.

¹¹⁾ SOLEREDER, 1904; SORAUER, 1909, S. 324; NYPELS, 1897.

¹²⁾ VÖCHTING, 1908, S. 90; KÜSTER, 1903, S. 61.

¹³⁾ Literatur bei KÜSTER, 1916, S. 300.

strukturiert, nur an abnormen Ort entstanden. Manchmal kombiniert sich die Wandstruktur einer Zellenart mit der Form einer andern, z. B. bei den parenchymatischen Tracheiden in den Blutausgallen des Apfelbaumes¹⁾. Auch im Kallus nehmen Parenchymzellen häufig tracheidalen Charakter an²⁾. Thyllen können ebenfalls Membranleisten bekommen³⁾. Vielfach differenzieren sich Zellen unvollkommen, sie bleiben auf einem frühen Entwicklungsstadium stehen. Solche Hemmungen werden wir unten schildern.

Wirklich neue Strukturtypen kommen viel seltener als auffallende Wachstumsanomalien vor; sie bilden auch in meist geringerem Grad integrierende Bestandteile abnormer Gewebe und Organe als die letzteren. Die abnormen Zellformen werden also vornehmlich dadurch charakterisiert, daß die normalen Vorgänge der Membranbildung und der Ontogenie gestört sind, so daß Wachstum und Strukturierung am abnormen Ort und zu abnormem Zeitpunkt auftreten. Die Koordination der Vorgänge, die es z. B. macht, daß Tracheiden zugleich prosenchymatisch sind, werden gestört. So sehen wir im Kallus, in Gallen, bei den Thyllen tracheidale Wandverdickungen an parenchymatischen oder ganz unregelmäßig geformten Zellen. In Cynipidengallen von *Quercus* treten in der Epidermis oder anderen Geweben sehr charakteristische hufeisenförmige oder anders aussehende Verdickungen auf, die im normalen Gewebe nicht vorkommen.

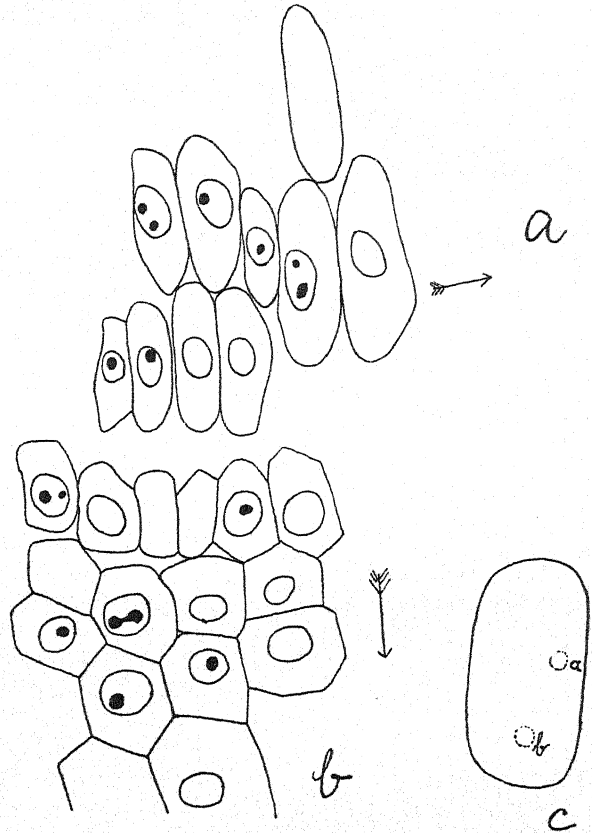


Fig. 62. c Querschnitt 5 mm hinter der Spitze einer zwischen zwei Glasscheiben unter starkem tangentialen Druck gewachsenen Wurzel von *Vicia faba*. a und b vergrößerte Details aus Längs- bzw. Querseite der Wurzel. Die Pfeile zeigen gegen die Peripherie. Die an den Druckstellen liegenden Zellen sind in der Tangentialrichtung abnorm gedehnt. Original.

¹⁾ PRILLIEUX, 1877.

²⁾ STOLL, 1874; SIMON, 1908; KÜSTER 1916, S. 70f.

³⁾ Russow, 1872; MC. NICOL, 1901. Weitere Lit. KÜSTER, 1916, S. 81.

Durch abnorme Bedingungen können Zellen und Zellgruppen aus dem Verband mit ihren Nachbarn heraustreten und nunmehr, den bisherigen Korrelationen entzogen, einer ganz neuen Entwicklung entgegen-eilen. Die Form und Struktur der Zelle ist, wie ihre Größe, eine Funktion des morphologischen Ortes nur so lange der Körper intakt bleibt. Die abnormen Zellen unterliegen aber nicht mehr oder jedenfalls nicht in demselben Grad wie bisher, den an ihrem Ort bestehenden inneren Bedingungen (Korrelationen); ferner werden in abnormen Gewebemassen ganz neue Korrelationen geschaffen, die wieder neue Merkmale der Zellen hervorzaubern. Die meisten abnormen Zellformen sind deshalb keine Zufallsprodukte, sie sind häufig für bestimmte Gewebsneubildungen, z. B. für den Kallus oder für Gallen, ebenso typisch wie die normalen Zell-

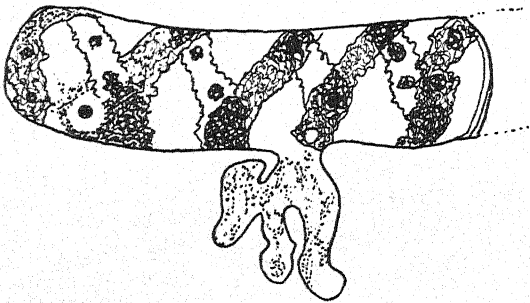


Fig. 63. Rhizoidähnliche Auswüchse einer *Spirogyra*-Zelle aus einer Leuchtgas-Kultur. Nach WÓYCICKI.

formen für normale Organe. Eine scharfe Grenze zwischen „normal“ und „abnorm“ gibt es nicht. Jedenfalls kann man aber als rein pathologisch (degenerativ) Zellformen aussondern, die anscheinend gar nicht funktionell bedingt, also ganz zwecklos oder sogar schädlich sind, z. B. die unter dem Einfluß von Leuchtgas, Chloroform, Metallgiften usw.

entstandenen abenteuerlichen Zellformen und Strukturen in Geweben und an freien Zellen (vgl. oben S. 116). Hier liegt eine typisch krankhafte Störung der Membranbildungsfunktion vor. Von diesen Formen unterscheiden sich deutlich die Anomalien im Kallus, in den histioiden Gallen usw. In den letzteren (namentlich den prosoplasmatischen) Gallen herrschen vielfach ganz deutliche und auf einen bestimmten Zweck gerichtete Beziehungen zwischen Lage und Zellform; aber auch wenn, wie im Kallus, z. B. tracheidale Elemente scheinbar ohne Ordnung ausgesondert werden, so liegen doch hier Bedingungen vor, die eben auf Aussonderung von Leitungselementen hinzielen.

5. Der Einfluß des morphologischen Ortes auf die Zellform¹⁾. Wenn wir uns auf Grundlage des von SACHS u. a. aufgestellten Satzes, daß Formverschiedenheiten parallel mit stofflichen Verschiedenheiten gehen, und von solchen bedingt werden, stellen, so müssen wir annehmen, daß jede Zellform, sei es eine Teilungs- oder Wachstums- oder Strukturform, durch einen besonderen Zustand des zellulären Mechanismus hervorgerufen wird. Es ist die Aufgabe der kausalen (experimentellen) Cytologie, die plasmatischen Unterlagen der Zellgestaltung (ihre Determinationsfaktoren, ROUX) zu erforschen, aber es ist heute nicht möglich, diese außerordentlich schwierige Aufgabe in Angriff zu nehmen; man hat sich vorläufig auf die leichter zu bewältigende Aufgabe beschränken müssen, die äußeren (extrazellulären, korrelativen) Bedingungen (Realisationsfaktoren, ROUX) aufzuspüren, durch

¹⁾ Allgemeines hierüber bei VÖCHTING, 1878 und spätere Schriften; H. DRIESCH, 1894.

welche die zelluläre Maschinerie veranlaßt wird, gewisse Formen und Strukturen auszubilden und schon diese viel leichtere und faßlichere Aufgabe ist noch weit davon, erledigt zu sein.

Wir wissen zurzeit nichts über die theoretisch vorauszusetzenden stofflichen Unterschiede, die es bedingen, daß z. B. aus einer Kambiumzelle eine Siebröhre statt einer Bastfaser entsteht. Aber wir wissen auch sehr wenig über die äußeren Bedingungen, durch welche die Kambiumzelle auf diese oder jene Entwicklungsbahn hingelenkt wird. Nur betreffs niederer Organismen (Algen, Pilze) sind, vornehmlich durch KLEBS' Arbeiten, eine Reihe von Realisationsfaktoren bekannt, durch deren direkte Einwirkung die Zelle einer *Vaucheria* usw. zur Bildung von Fortpflanzungsorganen oder Schwärmsporen gebracht wird. Auch bei höheren Organismen kennt man eine große Menge von „äußeren Bedingungen“, aber, wie schon S. 101 bemerkt wurde, diese wirken kaum in einem Fall unvermittelt auf die einzelnen Gewebszellen ein, sondern ihre Wirkung wird durch Korrelationen übermittelt, und diese sind stofflich unbekannt.

Schon eine flüchtige anatomische Untersuchung eines Organs zeigt, daß die verschiedenen Zellformen in bestimmter Weise angeordnet sind, und auch betreffs der Zellgröße wurden wir auf die Bedeutung des morphologischen Ortes aufmerksam. Dieser Einfluß des Ortes ist ein sehr wichtiger Realisationsfaktor. Schon in einem anatomisch gleichförmigen Gewebe sind die stofflichen Bedingungen mit Sicherheit nicht überall identisch; sie sind z. B. an der Oberfläche andere als im Innern. Dieses lehrt u. a. die Bildung von Meristem ein Stück hinter der freien Oberfläche¹⁾. Unter jeder Schnittfläche der Rübenwurzel entsteht ein Kambium. Einen ähnlichen Einfluß der Lage findet man bei der Rindenbildung an Sklerotien von *Coprinus stercorarius*²⁾. Wird die aus sechs bis acht Schichten kutinisierte Hyphen bestehende Rinde entfernt, so regenerieren die Zellen des Marks eine neue Rindenschicht.

Noch deutlicher wird der Einfluß des Ortes in schon differenzierten Geweben. Die an einen Leitungsstrang grenzenden Parenchymzellen schreiten z. B. leichter zur Teilung als andere³⁾. Durch stoffliche Einflüsse besonderer Art werden auch Tracheiden ausgebildet. Ein recht deutlicher Einfluß des Ortes tritt auch bei der Ausbildung tracheidaler Strukturen in den Thyllen hervor; ferner bei der Bildung von Embryonen durch Sprossungen aus dem Nucellargewebe in den Embryosack hinein, bei der Entstehung von Spermatozoen in den neben dem spermatogenen Gewebe liegenden vegetativen Zellen⁴⁾ usw. Zu nennen wäre hier auch die von NEMEC (1905) dargelegte verschiedene Regenerationsfähigkeit von Plerom, Periblem und Dermatogen in den Wurzelspitzen, die auf eine frühzeitige Differenzierung nach Maßgabe des Ortes hindeuten. Der Einfluß des Ortes und die hierdurch aufgeprägten „prospektiven Potenzen“ werden auch bei den „Polarität“-Erscheinungen ersichtlich. Es besteht in den meisten somatischen Zellen ein gewisser unsichtbarer Gegensatz zwischen Spitze und Basis. Die Transplantationsversuche VÖCHTINGS

¹⁾ VÖCHTING, 1892, S. 145; 1908, S. 68, 235; BERTRAND, 1884.

²⁾ BREFELD, 1877, S. 25.

³⁾ HABERLANDT, 1913.

⁴⁾ PFEIFFER, 1912.

geben hierüber Aufschluß, ferner die Beobachtungen MIEHES über die Regeneration plasmolysierter *Cladophora*-Zellen¹⁾.

6. Formumwandlung bei Funktionsänderungen. Der Einfluß des morphologischen Ortes wird, wie oben erwähnt, unter gewissen zumeist als abnorm anzusehenden Bedingungen, geschwächt oder aufgehoben und die Zellen schlagen dann neue Entwicklungswege ein. Sie verändern hierbei in der Regel ihre Größe und Form, Parenchymzellen hypertrophieren, wachsen zu Haaren aus, teilen sich usw. Es wird also der schlummernde Embryonalcharakter erweckt. Sogar Rückdifferenzierung kommt vor, indem Verdickungsschichten aufgelöst werden²⁾.

Auch durch operative Eingriffe wird eine Änderung der Bedingungen herbeigeführt. Jeder Einschnitt bringt innere Zellen an die Oberfläche, die dann, sofern sie nicht durch zu starke Verdickung teilungsunfähig geworden sind oder wenn sie überhaupt noch leben, sich an der Kallusbildung beteiligen oder jedenfalls Umdifferenzierungen erfahren. So wird z. B. nach VÖCHTING (1892, S. 145) unter der Schnittfläche der Rübenwurzel ein Kambium angelegt, sogar aus altem Parenchymgewebe.

Die Folgen tiefer Einschnitte oder Dekapitation von Sprossen erstrecken sich sogar weit in das unterliegende Gewebe hinein. Nach NEEFF findet nach Dekapitation des Hauptsprosses an Bäumen eine weitgehende Umlagerung der Zellen bei der Ansatzstelle der nächst unteren Seitentriebe statt, indem die Elemente des Holzes und namentlich des Cambiums in den Ast einbiegen. Diese Umlagerung ist selbstverständlich mit Formänderungen verbunden, sowohl durch Teilungs- als Wachstumsänderungen verursacht. Die Cambiumzellen zerfallen durch zahlreiche Querwände in kürzere Zellen, die durch einseitiges Spitzenwachstum in die Richtung des Seitenastes einbiegen³⁾. Sie erleiden hierbei eine weitgehende Umformung, die sogar bis zu völligem Vertauschen von Längs- und Querachse gehen kann. Auch Faltung der Wände (durch lokal verstärktes Wachstum) wurde beobachtet. Die aus den kurzen Cambiumzellen hervorgehenden Holzfasern sind häufig von S-förmiger Gestalt mit zackigen Fortsätzen oder mit gegabelten Enden⁴⁾. Auch im Siebteil findet Umdifferenzierung statt, indem Züge von Parenchymzellen eine Streckung in radialer Richtung erfahren und zu Siebröhren ausgestaltet werden. Die von NEEFF gemachten Beobachtungen scheinen auf die Anwesenheit gewisser von den Sproßvegetationspunkten ausgehender formativer Reize hinzudeuten.

Auch das Entblättern eines Stengels scheint formative Veränderungen nach sich zu ziehen. Der Stengel soll hierbei mehr Chlorophyll und mehr Spaltöffnungen entwickeln, die peripheren Schichten der Rinde werden zahlreicher und ihre Zellen strecken sich palisadenartig⁵⁾. In den geschilderten Fällen, sowie in anderen z. B. bei der Ausdifferenzierung von Gefäßbündeln aus Parenchym bei der Regeneration von Blättern, werden den Zellen ganz neue Aufgaben aufgezungen und sie verändern ihre Form und Struktur gemäß den neuen Anforderungen. Sehr deutlich tritt solche funktionelle Anpassung in VÖCHTINGS ausgedehnten Untersuchungen hervor⁶⁾. Es gelang ihm, Knollen von *Oxalis*

¹⁾ MIEHE, 1905 Über Polarität von Epidermiszellen, siehe KÜSTER, 1916, S. 335.

²⁾ CRÜGER, 1856. — ³⁾ NEEFF, 1914, S. 473 ff. — ⁴⁾ a. a. O. S. 500.

⁵⁾ BOIRIVANT, 1897. Bestätigung wäre erwünscht; JØST, 1906, S. 402.

⁶⁾ VÖCHTING, 1901; DE VRIES, 1891.

crassicaulis u. a. in den Grundstock und Wurzeln von *Dahlia* in den Stamm einzuschalten und sie erfuhren hierbei eine, den Ansprüchen auf Wasserleitung entsprechende Umdifferenzierung. Internodien des Ausläufers von *Oxalis crassicaulis* wurden zu Stengelknollen, hierbei fand eine ansehnliche Vergrößerung der Parenchymzellen statt. Schon THOMAS KNIGHT¹⁾ fand, daß wenn Blätter der Kartoffelpflanze zur Zeit der nor-

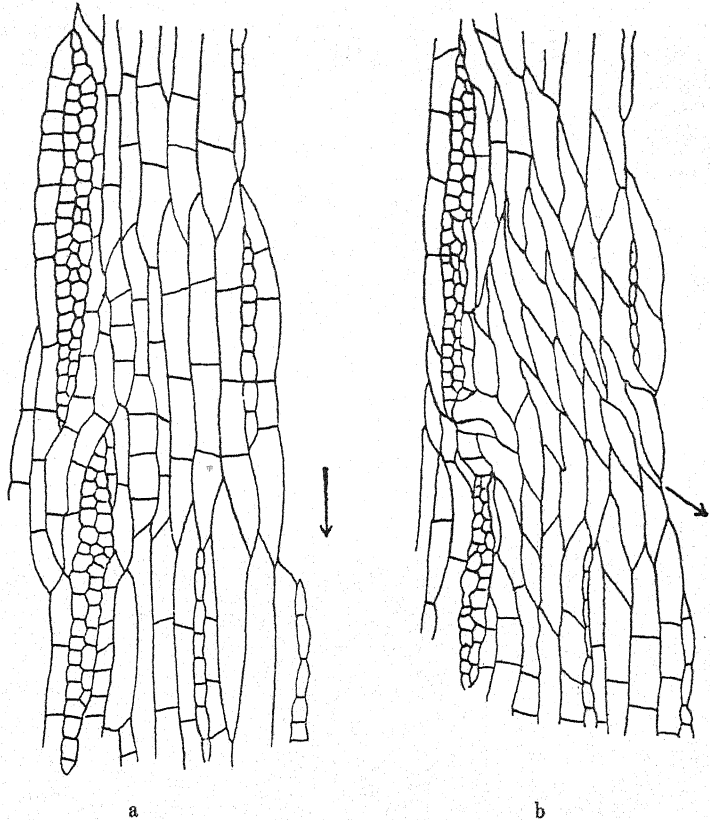


Fig. 64. *Tilia americana* (Astansatz). a Tangentialschnitt durch die jüngsten Jungholzelemente vor der Dekapitation des Haupttriebs. b Tangentialschnitt durch das Kambium am Astansatz nach der Dekapitation des Haupttriebs. Vergr. 80. Nach NEEFF 1914.

malen Knollenbildung abgeschnitten und als Stecklinge gesetzt wurden, die Basis des Stiels zu Knollen von mehr als einem Zoll Durchmesser anschwell; die Knollen hatten den gleichen Bau wie die normalen Wurzelknollen.

Umdifferenzierung der Gewebezellen wurde auch bei Transplantation erzielt, wenn hierdurch dem transplantierten Stück oder der Unterlage neue Funktionen aufgezwungen wurden²⁾.

¹⁾ zitiert nach GOEBEL, 1893, S. 38.

²⁾ VÖCHTING, 1892, 1901, 1908.

Die Erfahrungen über Formumwandlung nach operativen oder sonstigen Eingriffen, die eine gewaltsame Störung der normalen Korrelationen mitbringen, lassen sich dahin zusammenfassen, daß den pflanzlichen Zellen keine Spezifität zukommt, sondern daß aus ihnen Zellen von jedem speziellen Typus entstehen können. Durch die Annahme einer bestimmten, ontogenetisch erworbenen Form büßt also die Zelle zumeist nicht ihre „Totipotenz“ ein. Direkte Umformung und Umdifferenzierung ohne Teilung (Metaplasie, VIRCHOW) kommt, wie aus den im Vorhergehenden erwähnten Angaben hervorgeht, in vielen Fällen vor. Zumeist geht aber der Umdifferenzierung ein Embryonalwerden voraus, indem spezialisierte Zellen zur Teilung schreiten, so daß ein Meristem entsteht, aus dem sich dann die neuen Zelltypen differenzieren.

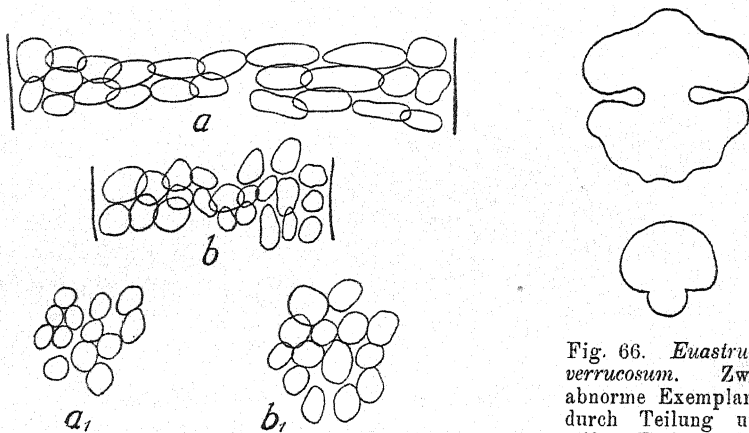


Fig. 65. Sonnen- und Schattenblätter von *Sedum maximum*. a und b Querschnitte. a₁ und b₁ Tangentialschnitte. a und a₁ Sonnenblatt. b und b₁ Schattenblatt. Vergr. 200. Original.

Fig. 66. *Euastrum verrucosum*. Zwei abnorme Exemplare, durch Teilung unreifer Tochterzellen in Zuckerlösung (aus 10% allmählich verdünnt) gebildet. Nach KLEBS 1886.

An der Meristembildung beteiligen sich vornehmlich die weniger spezialisierten Zellen des „Grundgewebes“, obwohl z. B. in Epidermis- und auch in mechanischen Zellen nach Rückdifferenzierung Teilung und Wachstum eintreten kann.

Die leichte Reproduktionsfähigkeit der Pflanzen bringt es mit sich, daß Umdifferenzierung vielfach durch Neubildung von Organen umgangen wird. Die Zellen dieser Neubildungen sind dann den neuen Bedingungen angepaßt. Ich erinnere an Sonnen- und Schattenblätter, durch abweichende Feuchtigkeit, Salzgehalt usw. entstandene Modifikationen im Gewebe- und Zellenbau.

Verschiedene Zellform in Sonnen- und Schattenblättern findet man bei gewissen Succulenten, z. B. *Sedum maximum*. Die Mesophyllzellen der Sonnenblätter sind langgestreckt, die der Schattenblätter kugelig. Auch sonst differieren die Zellformen in den beiden Blattparten sehr. Die Palisaden im Schattenblatt sind, z. B. bei der Buche, kürzer, manchmal trichterförmig gestaltet, die Schwammparenchymzellen wenig

verzweigt und in extremen Fällen parallel mit der Blattfläche ausgezogen¹⁾).

Eine palisadenähnliche Streckung der Mesophyllzellen wird bei vielen Pflanzen in NaCl-Kultur beobachtet (LESAGE, 1890). Auch durch Kultur in trockener und in feuchter Luft und unter anderen Bedingungen sind Formdifferenzen bei den Elementen des Blattes zu erzielen²⁾ (Behaarung, Epidermishau, Mesophyll).

Viele durch äußere Bedingungen entstandene Modifikationen im Zellen- und Gewebebau sind als Hemmungsbildungen (Hypoplasien, VIRCHOW) aufzufassen. Durch Ausbleiben oder Verminderung der Zellstreckung entstehen Zwerge. In entblättrten Internodien verbleiben die Zellen häufig auf ungestrecktem Stadium. In anderen Fällen, wie bei den Schattenblättern, Wasserblättern usw. strecken sich zwar die Zellen, ihre Gliederung bleibt aber aus und hiermit die Gewebedifferenzierung im Mesophyll. Endlich bleibt in den Hypoplasien auch die Strukturierung mehr oder weniger aus. Ein gutes Beispiel ist hier die bei elektrischer Belichtung ausbleibende Differenzierung der Armpalisaden in den *Pinus*-Nadeln³⁾. Eine weitgehende Vereinfachung im Zellenbau fand BEAUVÉRIE an den unter ungünstigsten Lichtverhältnissen erwachsenen Exemplaren von *Marchantia* und *Lunularia*⁴⁾. Das Assimilationsparenchym geht ihnen ab, ferner die netzförmige Verdickung der Grundgewebezellen.

Auch die Einzelligen erleiden unter abnormen Bedingungen hypoplastische Veränderungen. Schon bei der Besprechung der Zellgröße wurden Beispiele für Hypoplasie und Hypertrophie gegeben. Formveränderungen wurden von KLEBS (1888 S. 547) an *Euastrum verrucosum* bei Kultur in 10% Zuckerlösung beobachtet. Die Zellen verzweigten und waren unvollkommen ausgestaltet. Eine Vereinfachung der Wandskulptur findet bei Diatomeen unter ungünstigen Lebensbedingungen statt⁵⁾. Zu erwähnen wäre hier auch die von GERASSIMOFF (1901) beobachtete tonnenförmige Anschwellung von *Spirogyra*-Zellen mit abnorm großer Kernmasse.

VI. Die Mittel, durch welche die behäuteten Protoplasten in Verbindung miteinander treten

Vorbemerkungen

Da die meisten Pflanzenzellen einen nicht unbeträchtlichen, u. a. für die mechanische Festigung bedeutungsvollen Turgor besitzen, so wird schon aus diesem Grunde gefordert, daß die Zellwand keine Löcher besitzt, durch welche der Inhalt herausgespritzt würde. Bei geringerem Druck kann wegen des Filtrationswiderstandes ein Herauspressen durch Poren verhindert werden, so z. B. bei den Diatomeen, die einen Druck von drei bis fünf Atmosphären besitzen⁶⁾. Einzellebende Pflanzenzellen sind zumeist für einen diosmotischen Stoffaustausch durch die geschlossene Zellhaut eingerichtet und ihr Verkehr mit

¹⁾ STAHL, 1880, 1883; PICK, 1882; weitere Lit. bei HABERLANDT, 1918, S. 281.

²⁾ Literatur bei KÜSTER, 1916, S. 227. Veränderung nach Pilzinfektion; TISCHLER, 1911.

³⁾ BONNIER, 1895. — ⁴⁾ BEAUVÉRIE, 1898. — ⁵⁾ HÉRIBAUD, 1894; KARSTEN, 1898.

⁶⁾ OLTMANN, 1904, S. 117. Wie es kommt, daß trotz dieses Druckes die Schalenhälften nicht auseinandergetrieben werden, scheint nicht ausgemacht zu sein.

der Außenwelt beschränkt sich auf Aufnahme oder Abgabe gelöster Körper. Eine Ausnahme stellen gewisse auf der Grenze zwischen Tier- und Pflanzenreich stehende Organismen vor. Hier tritt schon während des vegetativen Lebens ein Teil des Plasmas als Pseudopodien oder (bei den Dinoflagellaten) als Membranüberzug aus, um bestimmte Aufgaben bei der Nahrungsaufnahme, der Bewegung bezw. des Zellhautwachstums zu erfüllen. Die Cilien der Bakterien treten durch feine Löcher durch die Zellmembran hindurch. Diese nur bei den Einzelligen befindlichen besonderen Einrichtungen für den Verkehr mit der Außenwelt interessieren uns aber hier nicht. Wir werden vielmehr die Aufmerksamkeit auf die Art und Weise lenken, wie die in Fäden, Flächen oder dreidimensionalen Geweben verbundenen Zellen unter sich verkehren.

In den Zellverbänden herrscht eine recht weitgehende Abgeschlossenheit der Zellen, indem die Membranen nur in besonderen Fällen grob durchlöchert sind. Eine offene Kommunikation wäre wohl auch im Hinblick auf die Arbeitsverteilung im Zellenstaat weniger zweckdienlich. Andererseits würde sicherlich die Einheitlichkeit der Lebenserscheinungen leiden, wenn die einzelnen Protoplasten zwecks der Zusammenarbeit ausschließlich auf den Weg der Diffusion hingewiesen wären. Mit PFEFFER kann man sagen, daß für das Verständnis der Reizverkettung zwischen den Teilen des Organismus eine Kontinuität der lebenden Substanz so notwendig erscheint, „daß man dieselbe fordern müßte, wenn sie nicht schon entdeckt wäre“¹⁾.

Tatsächlich wurden nun feine Plasmaverbindungen oder Plasmodesmen, wie sie STRASBURGER nennt, im Jahre 1880 durch TANGL²⁾ aufgefunden und dank der Bemühungen zahlreicher Forscher wissen wir jetzt, daß solche feine Fäden aus lebender Substanz in weiter Verbreitung die inneren Zellwände durchsetzen und die Tausende von Protoplasten einer Pflanze zu einem Ganzen verbinden.

Außer diesen in Zellverbänden ganz allgemein vorkommenden sehr feinen Durchlöcherungen der Membran gibt es bei der Gewebeentwicklung Beispiele viel weitergehender Fusionen, durch welche eine mehr oder weniger vollständige Mischung der Zellinhalte und also ein Aufgeben der Selbständigkeit der einzelnen Protoplasten herbeigeführt wird. Hierher gehören die Siebröhren und in noch viel weiterem Grad die Gefäße und die Milchgefäße. Zellfusion kommt auch bei der Konjugation von *Spirogyra*, bei der Befruchtung von Pilzen und Florideen, bei der Entleerung der Pollenschläuche usw. vor und überhaupt stellt ja das geschlechtliche Fortpflanzungsgeschäft viel weitergehende Ansprüche auf Ortsbewegung und Verschmelzung der Protoplasten als das vegetative Leben. Die Wege, auf welchen im Pflanzenreich eine Fusion der Geschlechtszellen erzielt wird, sind ja außerordentlich wechselnd, immer muß aber hierbei in irgendeiner Weise ein Durchbrechen von hinderlichen Zellwänden stattfinden.

Die hier zuletzt erwähnten Arten von Zellverbindung stehen ja im Dienste ganz besonderer Zwecke und können in keiner Weise physiologisch mit den Plasmodesmen verglichen werden. Wir beginnen unsere spezielle Darstellung mit diesen.

¹⁾ PFEFFER, 1897, S. 97; vgl. auch HANSTEIN, 1880.

²⁾ Über vereinzelte frühere Beobachtungen von NÄGELI, DE BARY, HOFMEISTER und GOROSCHANKIN siehe A. MEYER, 1920, S. 519.

A. Plasmodesmen (Plasmabrücken)

1. Vorkommen¹⁾. Die Plasmaverbindungen wurden von TANGL (1880, 1885) im Endosperm von *Strychnos nox vomica* und anderen Pflanzen entdeckt. Wie auch spätere Forscher²⁾ zeigten, kommen sie in diesem Gewebe in ausgedehntem Grade und bei den verschiedensten Samen vor und lassen sich bei dem Endosperm von *Phytalephas macrocarpa* sogar in den ungequollenen Zellwänden beobachten³⁾. GARDINER wies dieselben auch in den Kotyledonen nach. Über die Blattgelenke und andere reizbare Organe (Ranken, *Dionaea*-Blätter, reizbare Griffel und Staubfäden) liegen Angaben von GARDINER (1883, 1884), PFEFFER (1884), OLIVER (1887), HABERLANDT (1890, 1906), KIENTZ-GERLOFF (1902) u. a.

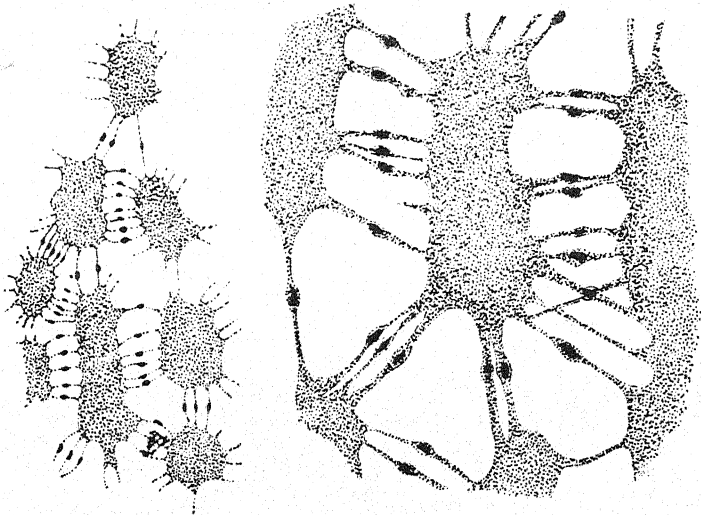


Fig. 67. Tüpfelfüllungen und Protoplasten von *Nerium Oleander*. Rindenlängsschnitte mit Chlorzinkjod und Methylenblau behandelt. Nach KIENTZ-GERLOFF. Vergr. 300.

vor. Auch in der Epidermis (TANGL 1884), im Mesophyll der Blätter⁴⁾, in der Rinde des Stengels, in den lebenden Elementen des Gefäßbündelsystems⁵⁾ sind sie bei den verschiedensten Pflanzen nachgewiesen. Auch in Meristemen wurden Plasmodesmen von RUSSOW, KIENTZ-GERLOFF, KUHLE, HILL (1901) u. a. beobachtet⁶⁾.

Zahlreiche niedere Pflanzen sind auch mit positivem Ergebnis auf Plasmodesmen geprüft worden. BORZI (1886) untersuchte Schizophyceen

¹⁾ Literaturübersicht bei KLEBS, 1884; RUSSOW, 1883; KIENTZ-GERLOFF, 1891; ZIMMERMANN, 1883; STRASBURGER, 1907, S. 104ff.; A. MEYER, 1920, S. 519ff.

²⁾ STRASBURGER, 1882, 1901; GARDINER, 1883, 1884; MOORE, 1885.

³⁾ KOHL, 1900. Nach ZIMMERMANN (1890) soll sie schon HOFMEISTER hier gesehen haben.

⁴⁾ STRASBURGER, 1901, S. 556. Über Schließzellen vgl. KOHL, 1897; KUHLE, 1900; HILL 1901, S. 89.

⁵⁾ RUSSOW, 1883; STRASBURGER, 1901.

⁶⁾ Zumeist hat jeder der schon zitierten Forscher die verschiedenartigsten Objekte in den Kreis der Untersuchung gezogen; vgl. auch COULTER, 1889; OLIVIER, 1885.

(namentlich Oscillarien), ARTHUR MEYER Volvocineen und Spaltpilze (1896), KOHL (1891) verschiedene Chlorophyceen. (Die Angaben BORZIS und KOHLs sind nach KIENTITZ-GERLOFF [1902, S. 99] nicht richtig.) Für Braunalgen wurden Plasmodesmen von HICK (1885), WILLE (1885, 1887) und KOHL (1891) angegeben (vgl. die negativen Erfolge KIENTITZ-GERLOFFs). Bei Florideen sind sie von HICK, SCHMITZ (1883), MASSEE (1884), MOORE und WILLE (1885, 1887) beschrieben. Nach dem letzteren Forscher sollen sie hier zwischen sämtlichen Zellen anzutreffen sein. WAHRlich (1892) beschreibt sie bei 50 Arten; weitere Angaben haben A. MEYER, KIENTITZ-GERLOFF u. a. gemacht. Bei Pilzen und Flechten sind ebenfalls Plasmodesmen nachgewiesen. Einige Flechtenpilze wurden von BAUR, DARBYSHIRE und KIENTITZ-GERLOFF (1902) mit positivem Erfolg untersucht. KIENTITZ-GERLOFF¹⁾ wies Plasmodesmen in vielen Laub- und Lebermoosen nach. Über die Plasmaverbindungen der Pilze vgl. S. 139.

Nach den vorliegenden Angaben zu urteilen, dürften Plasmodesmen nur wenigen mehrzelligen Pflanzen abgehen. In Fällen, wo der Nachweis bisher nicht, oder nur unvollständig gelang, kann dies auch darauf beruhen, daß wegen der Unquellbarkeit der Zellwände oder aus anderen Ursachen die Fäden nicht sichtbar werden (namentlich bei den Fadenalgen mißlang bisher der Nachweis²⁾). Da die Zellen der Chlorophyceen eine weitgehende Selbständigkeit besitzen, könnten wohl hier auch Verbindungen überflüssig sein. So gelang es KIENTITZ-GERLOFF nicht, dieselben in der Scheitelregion von *Polypodium vulgare*, dessen entwickelte Gewebe sehr schöne Verbindungsfäden besitzen, zu Gesicht zu bekommen, weil die Wände hier durch keine Mittel zur Quellung gebracht werden konnten. Auf methodischen Mängeln mag es auch beruhen, wenn verschiedene Forscher über das Fehlen oder Vorkommen von Plasmodesmen bei einer Gewebeart verschiedener Meinung sind. Der Nachweis der plasmatischen Verbindungsfäden gehört ja zu den schwierigsten Aufgaben der Anatomie³⁾.

Selbstverständlich ist man aber nicht berechtigt, überall Plasmodesmen anzunehmen, auch wo solche nicht nachweisbar sind. Schon RUSSOW (1883 S. 581), GARDINER (1888 S. 86) zogen aus den damals vorliegenden Befunden den Schluß, daß das Gesamtplasma einer Pflanze durch Plasmodesmen in offener Verbindung stände. Wie KIENTITZ-GER-

¹⁾ 1900, 1902. KOHL 1897. Über *Selaginella* siehe STRASBURGER, 1901, S. 559ff. Über *Equisetum* siehe POIRAULT, 1893.

²⁾ Vgl. KIENTITZ-GERLOFF, 1902, S. 99, 106.

³⁾ Über die Methodik vgl. A. MEYER, 1897, S. 166ff.; KUHLA, 1900; STRASBURGER, 1901; HILL, 1901; A. MEYER, 1920, S. 524ff. Zumeist wird nach Fixierung der Schnitte in 1% Osmiumsäure die Zellmembran in 25—50% Schwefelsäure zur Quellung gebracht. Nach Behandlung mit Jodjodkalium wird mit Pyoktanin (sehr reines Methylviolett, MERCK) gefärbt. Wegen der ungünstigen Lichtbrechungsverhältnisse lassen sich Plasmodesmen nur in Ausnahmefällen, wie beim *Phytelephas*-Endosperm, an nicht vorbehandelten Schnitten beobachten. Wegen der Empfindlichkeit der Fäden gegen Wundreize empfiehlt es sich manchmal, die Gewebe in toto zu fixieren, mit Jod (POIRAULT, 1893) oder Osmiumsäure-Urannitratmischung (KOLOSSOWs Flüssigkeit; siehe GARDINER, 1898, S. 101). Auch das langsame Eintrocknen der Objekte wird empfohlen (STRASBURGER a. a. O.). Interessante Angaben über die Einwirkung verschiedener Fixierungsmittel liefert A. MEYER 1896, S. 194ff. — Bei den Braunalgen sind nach WILLE (1897) alle Untersuchungen über die Protoplasmastrukturen, die nicht am lebenden Material gemacht sind, unzuverlässig.

LOFF (1891 S. 22) richtig bemerkt, war das damals vorliegende Tatsachenmaterial noch zu unvollständig, um zu diesem Schluß zu berechnen. Aber auch KIENITZ-GERLOFFS Untersuchungen ermangelten sowohl der Vollständigkeit als der kritischen Begründung¹⁾. Erst durch eingehende

kritisch geführte Untersuchung aller Teile einer einzigen Pflanze, wie sie z. B. KUHLA für *Viscum album* und HILL für *Pinus silvestris* und *Picea* geleistet hat²⁾, wurde endgültig bewiesen, daß sämtliche lebende Zellen eines Individuums durch Plasmaverbindungen miteinander vereinigt sein können (KUHLA, 1900, S. 31; HILL, 1901, S. 83).

Zugleich stellte es sich aber heraus, daß, obwohl bei *Viscum* keine Gewebeart ein protoplasmatisches System für sich bildet, sondern die Protoplasten im ganzen Pflanzenkörper nach allen Richtungen hin im Zusammenhang stehen, unbekümmert um die Grenzen der Gewebearten, doch z. T. auffallend scharfe Abgrenzungen zwischen einzelnen Gewebesystemen, z. B. zwischen Siebröhren und Cambiform, vorhanden sind. Auch bei *Cucurbita Pepo* erwies sich das Siebröhrensystem als relativ protoplasmatisch individualisiert. Wie KUHLA (1900, S. 43) nachwies, kommen an den Wänden zwischen Siebröhren und Cambiform sehr wenige Plasmaverbindungen vor (0—6 auf 100 μ^2 Wandfläche), während die Cambiformzellen unter sich durch zahlreiche Fäden zusammenhängen (10—38,1 auf 100 μ^2 Wandfläche). Auch die Siebröhren und Geleitzellen stehen in vorzüglicher Kommunikation. In noch höherem Grad ist bekanntlich für Durchlöcherung der

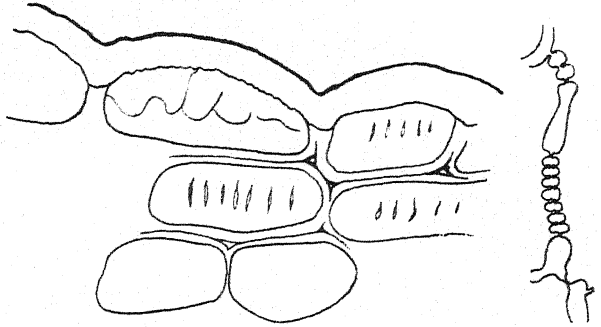


Fig. 68. Tüpfeln in der Epidermis aus der äußersten Knospenschuppe von *Evonymus europaea*. Original.

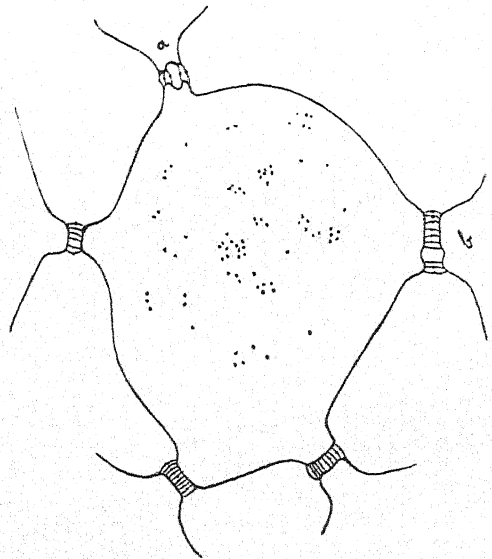


Fig. 69. Rindenparenchym von *Viscum* mit Plasmodesmen. a und b gefelderte Tüpfeln. * Nach KUHLA 1900. Vergr. 1000.

¹⁾ Vgl. A. MEYER, 1896, S. 144; 1920, S. 521.

²⁾ Vgl. auch LAUBERT, 1897; KIENITZ-GERLOFF, 1902, S. 94f. — Für die Pilze der Florideenreihe gibt A. MEYER an, daß alle lebende Zellen des Individuums durch Plasmabrücken verbunden sind (1902, S. 143). Vgl. S. 139.

Querwände der Siebröhren gesorgt. Diese letzteren Verbindungen sind aber nicht derselben Art, wie gewöhnliche Plasmodesmen (STRASBURGER, 1901, S. 531).

Auch bei *Pinus silvestris* ist das Siebröhrensystem von dem Bastparenchym und den stärkehaltigen Markstrahlzellen isoliert, indem hier Plasmaverbindungen völlig fehlen¹⁾. Von andern Angaben über fehlende Verbindungen sei erwähnt, daß RUMPF solche nicht in den Zellwänden der Wurzelendodermis nachweisen konnte²⁾.

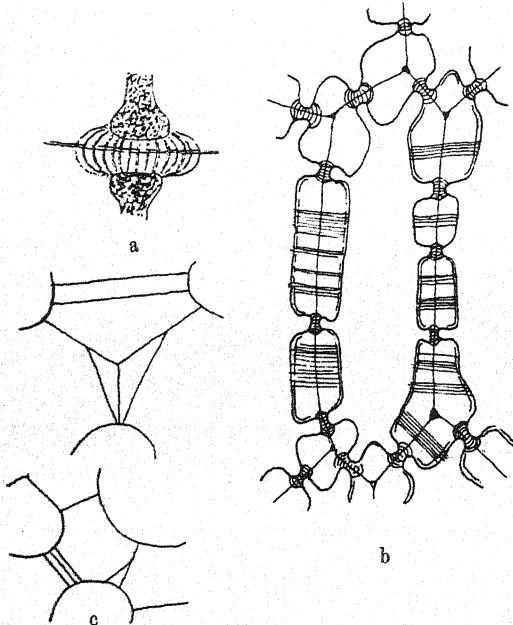


Fig. 70. Plasmodesmen. a Endosperm von *Phytalephas macrocarpa*. Lebendtingierung. Nach KOHL 1900. b Endosperm von *Lodoicea Sechellarum*. Jod und Chlorzinkjod. Wandbrücken und Tüpfelbrücken. Nach GARDINER 1883. Verg. 366. c Verzweigte Plasma-
brücken von *Volvox aureus*. Nach A. MEYER 1896.

Auch wenn man die methodischen Schwierigkeiten in Betracht zieht, so scheint doch aus den erwähnten Befunden soviel mit Sicherheit hervorzugehen, daß Plasmaverbindungen nicht überall in der Pflanze im gleichen Grade entwickelt sind, so daß bestimmte Gewebe isolierter stehen, während zwischen anderen die plasmatischen Verbindungen besonders zahlreich sind. Dies ist ja auch physiologisch gut verständlich; die Funktion der Plasmodesmen mag eine vorwiegend reizleitende oder eine ernährungsphysiologische sein, die Beziehungen zwischen allen lebenden Geweben brauchen ja nicht gleich intensiv zu sein und eine allzu freie Kommunikation könnte

wohl, auch wenn kein direkter Plasmaübertritt durch die feinen Kanäle normalerweise stattfindet, in bestimmten Fällen sogar Nachteile mit sich bringen. Übrigens stellen ja Züge verholzter Zellen natürliche Trennungslinien dar, da sie wohl im jüngeren Zustand in der Regel mit Plasmodesmen versehen sind, diese aber später bei der Desorganisation des Plasmas auch obliterieren³⁾. Überhaupt besitzen z. B. die Sklerenchymfasern sehr wenige Plasmodesmen (KUHLE, 1900).

¹⁾ HILL, 1901, S. 110. Ältere Angaben über fehlende Verbindungen zwischen gewissen Geweben bei RUSSOW, 1883, S. 569f.; TERLETZKI, 1884 a und b; KIENITZ-GERLOFF, 1891.

²⁾ RUMPF, 1904, S. 25. Vgl. dagegen H. MÜLLER, 1906, der Plasmodesmen in der Endodermis des *Paris-Rhizoms* auffand. KIENITZ-GERLOFF, 1891, S. 22 (Endodermis von *Polypodium vulgare*).

³⁾ RUSSOW, 1883, S. 16; HILL, 1901, S. 489.

Daß die Zahl der Plasmodesmen zwischen verschiedenen Zellarten und sogar in den verschiedenen Wänden ein und derselben Zelle bestimmte Verschiedenheiten aufweisen kann, geht aus zahlreichen Beobachtungen hervor. So fand KUHLA in der Epidermis und der primären Rinde des Stengels im Durchschnitt 2,6 auf 100 μ^2 Wandfläche, jede Rindenzelle von *Viscum* hat im Durchschnitt etwa 500 Plasmaverbindungen¹⁾. In der Epidermis sind, wie auch besonders deutlich im Blatte, die Tangentialwände bevorzugt, so daß eine ziemlich scharfe Trennung zwischen Epidermis und Mesophyll besteht²⁾. In der Rinde findet man Plasmodesmen am zahlreichsten auf den Tangentialwänden, weniger in den Querwänden und am spärlichsten in den Radialwänden (KUHLA, 1900, S. 36). Auch in den Markstrahlen stehen die Radialwände bezüglich Perforierung hinter den Quer- und Tangentialwänden zurück. Daß die Verteilung bei andern Pflanzen andern Regeln folgen kann, ersieht man aus HILLS Angabe, daß bei *Pinus* die Plasmodesmen in besonders großer Zahl die radialen Wände des Stengels durchziehen (HILL, 1901, S. 119).

Auch an isodiametrischen Zellen sind folglich Plasmaverbindungen selten gleichmäßig in allen Richtungen ausgestreckt, sondern es besteht ein gewisser Unterschied zwischen außen und innen und zwischen radial und tangential. In langgestreckten Zellen scheinen wiederum andere Bedingungen zu herrschen, indem bei *Viscum* die Cambiform- und Ersatzfaserzellen sowie die Markzellen auf den Querwänden besonders reichlich durchlöchert sind³⁾. Auch im Palisadenparenchym ist die Zahl der Verbindungen auf den an das Schwammparenchym grenzenden Querwänden ungleich größer als auf den Längswänden (KUHLA, 1900, S. 53). Die Verhältnisse im Leptom wurden schon erwähnt.

Was die nach außen oder nach den Interzellularen schauenden Wände anbetrifft, so sind hier keine intakten Plasmodesmen beobachtet worden. Auch die in den äußeren Epidermiswänden gewisser Ranken befindlichen Tüpfel besitzen keine Plasmodesmen⁴⁾. Auch in den Schließhäuten von Tüpfeln, die an Interzellularen grenzen, ist es nicht gelungen, Plasmodesmen mit Sicherheit nachzuweisen⁵⁾. Hier, wie bei den verholzten Zellen scheint eine Verstopfung der Kanäle stattzufinden. So fand HILL (1901, S. 90, 96) daß nach dem Auseinanderweichen der anfangs zusammenhängenden Palisadenzellen in den Kotyledonen von *Pinus pinea* die Plasmodesmen (die nicht eingezogen werden) allmählich verschwinden. Eine direkte Kommunikation des Plasmas mit der Außenwelt scheint bei höheren Pflanzen nicht vorzukommen; auch in den Außenwänden von Wurzelhärchen und Haaren überhaupt fehlen Plasmodesmen, obwohl solche in den Querwänden mehrzelliger Haare nachgewiesen wurden. Gleiches gilt von den Fadenalgen, den Moosblättern usw. Die von GARDINER (1898) als Plasmafäden gedeuteten Kanälchen in den Außenwänden der Epidermis von *Tamus* und *Lilium Martagon* sind von ganz anderer Natur, wie STRASBURGER nachwies (1901, S. 516).

¹⁾ KUHLA, 1900, S. 32 ff., 52; KOHL, 1901, S. 370.

²⁾ Auch zwischen den Schließzellen der Stomata und den angrenzenden Epidermiszellen der Cotyledonen von *Pinus pinea* gibt es nur sehr wenige Plasmodesmen (HILL, 1901, S. 89).

³⁾ KUHLA, 1900, S. 49 f.; KIENITZ-GERLOFF, 1891, S. 26.

⁴⁾ PFEFFER, 1885, S. 524; STRASBURGER, 1901, S. 516.

⁵⁾ KUHLA, 1900, S. 49; STRASBURGER, 1901, S. 513.

Plasmodesmen kommen in großer Ausdehnung nur in Verbindung mit Tüpfeln vor, indem sie die Schließhäute derselben in größerer oder geringerer Zahl (zumeist mehr als 20) durchsetzen. Man kann mit STRASBURGER (1901, S. 510) wohl behaupten, daß alle zwischen lebenden Zellen ausgebildeten Tüpfel von Plasmodesmen durchsetzt sind und die Tüpfelbildung scheint auch häufig mit dem Vorhandensein von Plasmodesmen ursächlich verknüpft zu sein, obwohl, wie die Tüpfel an den Außenwänden der Epidermis und von gewissen Haaren (z. B. an jungen Zweigen von *Pinus balsamea*¹⁾) lehren, Tüpfelbildung auch erfolgen kann,

ohne daß eine bestimmte Stelle der Wand durch das Vorhandensein von Plasmafäden für eine solche Anlage prädisponiert wäre.

Die Zahl der die Tüpfelschließhaut durchsetzenden Plasmafäden kann bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden sein und hängt auch wesentlich mit der Größe der Tüpfel zusammen. Bei *Viscum* ist nach KUHLE (1900, S. 31) die Zahl der auf die Einheit der Schließhautfläche kommenden Plasmaverbindungen annähernd konstant für alle Zellarten und beläuft sich auf etwa 130 auf 100 μ^2 Tüpfelschließhaut. Die Größe und Verteilung der Tüpfel gibt also hier ein Maß für den Umfang des protoplasmatischen Zusammenhanges ab und ähnliches gilt wahrscheinlich für andere Pflanzen, insofern nicht Plasmodesmen anderer Art zugleich vorkommen.

Schon GARDINER (1888) erwähnt das Vorkommen von Plasmodesmen auch in ungetüpfelten Zellen, z. B. im Endosperm von *Tamus*, *Strychnos*, *Dioscorea*,

während wieder in anderen Fällen, wie bei *Howea* und *Kentia*, Plasmodesmen sowohl die Tüpfelmembran wie die verdickte Wand durchsetzen. Nach A. MEYER (1896) kommen in der Peripherie des Endosperms von *Chamaerops excelsa* nur Plasmodesmen ohne Tüpfel vor, in der Mitte sind dieselben in den Schließhäuten von Tüpfeln vereinigt. In den inneren Endospermzellen von *Phytelephas macrocarpa* kommen beide Arten von Plasmaverbindungen vor (KOHLE, 1900). Wegen der Tatsache, daß die Tüpfelplasmodesmen zumeist dicht zusammenstehen, während die übrigen einen

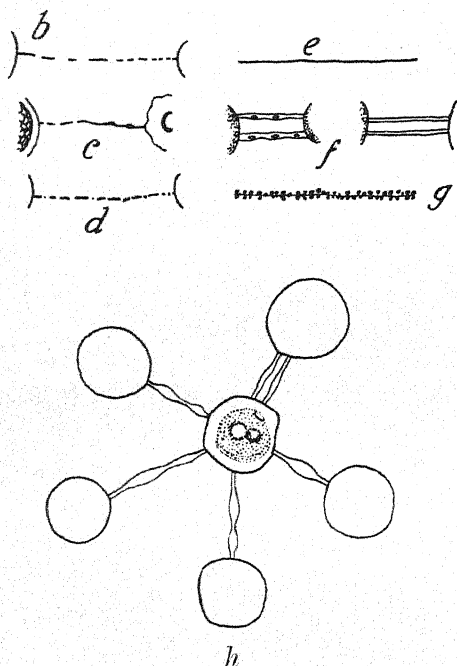


Fig. 71. Plasmabrücken von *Volvox* unter der Einwirkung verschiedener Reagentien. Nach A. MEYER 1896.

¹⁾ HOFMEISTER, 1867, S. 171.

²⁾ Vgl. STRASBURGER, 1901, S. 305. Hier weitere Beispiele für solitäre Plasmodesmen; vgl. auch KUHLE, 1900, S. 42 (Siebröhren und Geleitzellen).

mehr zentralen Verlauf haben, hat KOHL (1900, S. 364) die Benennungen „aggregierte“, bzw. „solitäre“ Plasmodesmen vorgeschlagen. Einen strengen Unterschied zwischen ihnen gibt es freilich nicht, und da gruppenweise Verteilung auch der wanddurchsetzenden Fäden vorkommt, empfiehlt es sich wohl besser, mit GARDINER (1898, S. 104) einfach von „Tüpfelfäden“ und „Wandfäden“ zu reden.

2. Beschaffenheit und Entstehung der Plasmodesmen.

a) Die gewöhnlichen Plasmodesmen sind sehr dünne Fäden. Nach KIENITZ-GERLOFF (1891, S. 33) haben sie bei Phanerogamen eine Dicke zwischen $0,05\ \mu$ und höchstens $1\ \mu$; diese und ähnliche Angaben können aber schon aus dem Grunde nicht zuverlässig sein, als sich die Dimensionen bei der Präparation beträchtlich ändern. A. MEYER schätzt die Dicke der *Volvox*-Plasmabrücken zu etwa $0,2\ \mu$, diejenigen bei *Viscum* u. a. Angiospermen zu etwa $0,15\ \mu$. Bei den Pilzen sind sie nach WAHRlich (1892) $0,1-1,5\ \mu$, A. MEYER fand sie jedoch höchstens $0,2\ \mu$ dick (A. MEYER, 1902, S. 147, KIENITZ-GERLOFF, 1902, S. 102). Andere Angaben über Länge und Dicke der Plasmabrücken bei HILL (1901 b, S. 87), GARDINER (1883, 1884 a), KUHLA (1900, S. 31). Auf der beim Präparieren ungleichen Quellung der Membran dürfte es auch beruhen, daß die Fäden (namentlich die Tüpfelfäden) häufig wie gekörnelt aussehen. Ein tropfiger Zerfall der Fäden könnte aber auch unter dem Einfluß der Fixierungsmittel, bzw. bei Schädigung des Protoplasten stattfinden (vgl. A. MEYER, 1896, S. 194). Auch die Lage der Plasmodesmen wird durch die Quellung der Membran verschoben. In der Regel bilden die Plasmafäden eines Tüpfels eine tonnenähnliche Figur; diese wird bei der Quellung in die Länge gezogen, weshalb die Fäden einen weniger gebogenen Verlauf zu haben scheinen als die Untersuchung am lebenden Material lehrt (KOHL, 1900, S. 368). Die Auseinanderbiegung der peripheren Plasmodesmen im Äquator kann so kräftig sein, daß die von Plasmaverbindungen durchzogene Fläche der Mittellamelle häufig auf diese Weise etwa sechsmal so groß ist als die freien Flächen der Schließhaut (*Phytelephas*-Endosperm nach KOHL). Auch Wandplasmodesmen können einen gebogenen Verlauf haben. Im *Phytelephas*-Endosperm fällt die Biegung aller Fäden in eine Ebene (STRASBURGER, 1901, S. 505).

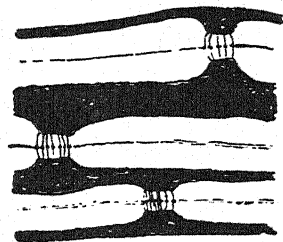


Fig. 72. *Hylocomium splendens*. Längsschnitt durch die Rindenzellen des Stengels nach 48 stündiger Quellung in Schwefelsäure. Vergr. 1800. Nach KIENITZ-GERLOFF 1902.

Wegen ihrer außerordentlichen Feinheit und der Schwierigkeiten des Nachweises ist eine nähere Analyse der morphologischen und stofflichen Beschaffenheit der Plasmodesmen zurzeit nicht möglich. Sie stimmen betreffs Reaktionen und tinktoriellern Verhalten mit dem Protoplasma überein (siehe A. MEYER, 1920, S. 524ff.). Daß sie mit dem Protoplasten ein Ganzes bilden, geht auch daraus hervor, daß sie bei Schädigung der Zelle¹⁾ oder bei Plasmolyse aus der Wand herausgezogen

¹⁾ RUSSOW, 1884, S. 564; STRASBURGER, 1901, S. 562.

werden¹⁾. Eine Regeneration solcher hereingezogener bzw. abgerissener Plasmodesmen wurde nicht beobachtet, was aber auch auf der allgemeinen Schädigung der Funktionen nach Plasmolyse beruhen kann. Bei Plasmolyse wird wegen partieller Adhäsion an die Wand das Oberflächenplasma zu feinen Fäden ausgezogen, die teils an den Plasmodesmenporen, teils an beliebigen Stellen der Wand ansetzen²⁾. Da die Adhäsion an den Tüpfeln wohl wegen der großen Oberfläche besonders stark ist, erklärt sich hieraus STRASBURGERS Angabe, daß die nach den Tüpfeln gehenden Fäden in plasmolysierten Zellen dicker als die übrigen sind.

Ob die Plasmodesmen eine von dem Protoplasma abweichende Beschaffenheit besitzen, also Organellen oder alloplasmatische Bildungen darstellen, ist nicht tatsächlich bekannt. ARTHUR MEYER kommt auf Grund seiner Untersuchung der Plasmaverbindungen zwischen den Zellen der *Volvox*-Kugeln zu dem Schluß, daß dieselben gewöhnliche Plasmafäden sind, und er ist geneigt, diese Behauptung auch auf die Plasmodesmen höherer Pflanzen auszudehnen. Die u. a. von NOLL (1888) und STRASBURGER (1901) gemachte Annahme, daß die Fäden nur Fortsätze der Hautschicht seien, ist ebenso unbewiesen wie KIENTZ-GERLOFFS (1891, S. 194) Annahme, daß sie neben Hautschicht auch Körnerplasma enthalten und Strömung aufweisen. KOHL (1900, S. 368) fand die lebenden Plasmodesmen im *Phytelephas*-Endosperm nach Färbung mit Methylviolett, Safranin und Brillantblau vollkommen homogen. Nach ARTHUR MEYER (1896, S. 194) sind auch die *Volvox*-Plasmodesmen im Leben farblos und homogen. Selbstverständlich könnten wohl in anderen Fällen die Plasmodesmen eine Struktur besitzen. Betreffs der Konsistenz der Fäden ist es nicht angängig mit GARDINER (1888, S. 87), STRASBURGER u. a. sie ohne weiteres für „solide“ Dinge anzusehen. Hiergegen scheint schon das erwähnte Einziehen bei Verwundung oder Plasmolyse zu sprechen und der später zu besprechende Übertritt von Plasma und Kernsubstanz würde nicht bei dauernder Starrheit derselben stattfinden können. Ob anderseits ein erheblich verschiedener osmotischer Druck in angrenzenden Zellen aufrechterhalten werden könnte (recht große Unterschiede kommen häufig zwischen Epidermis und Mesophyll oder Schließzellen der Stomata vor³⁾), wenn die Verbindungen flüssig wären, ist fraglich, auch wenn der hohe Filtrationswiderstand mit in Betracht gezogen wird. Man soll daher möglicherweise annehmen, daß die Substanz der Plasmodesmen ihre Konsistenz regulatorisch verändern kann.

Eine für die Funktion der Verbindungsfäden wichtige Frage ist die, ob sie auch der Länge nach homogen sind und somit eine wahre Kontinuität zwischen den verbundenen Protoplasten herstellen. Wie schon RUSSOW (1883) zeigte, besteht wirklich eine offene Kommunikation durch die Wandung hindurch, indem bei Quellung der Mittellamelle der Plasmafaden durch spindelförmige Anschwellung beweist, daß auch sie durchlöchert ist. Die Anschwellung scheint darauf zu beruhen, daß die Primärlamelle weniger quellbar ist, daher das Loch

¹⁾ GARDINER, 1888, S. 80; STRASBURGER, 1901, S. 563. Nicht so beim Austrocknen, vgl. POIRAULT, 1893, S. 221; STRASBURGER, 1901, S. 558.

²⁾ Außer den in Anm. 1 genannten Arbeiten vgl. BOWER, 1883; CHODAT et BOUBIER, 1898; KOHL, 1891, S. 14.

³⁾ Vgl. z. B. LUNDEGÄRDH, 1919.

weniger verengt als die stärker quellbaren Sekundärlamellen (GARDINER, 1888, S. 75; KIENITZ, 1891, S. 41; A. MEYER, 1920, S. 528). Ist die Zellhaut aus abwechselnd stark und schwach quellbaren Lamellen aufgebaut, so können die Plasmodesmen nach Präparation ein perlschnurähnliches Aussehen bekommen. Ob anderseits auch der Plasmafaden ohne Unterbrechung von der einen Seite zur anderen läuft, ist natürlich schwierig exakt zu beweisen. Jedenfalls genügt STRASBURGERS Beobachtung¹⁾, daß bei Plasmolyse zuweilen nur der auf der einen Seite der Mittellamelle befindliche Teil der Plasmodesmen zurückgezogen wird, nicht zur Begründung der Behauptung, daß die von den angrenzenden Zellen entsandten Fäden sich nur gegenseitig berühren. Denn ein Reißen der Fäden eben an dieser Stelle kann ja leicht durch Erhöhung der „lokalen“ Oberflächenspannung erklärt werden. Eine Trennungslinie läßt sich auch nicht nachweisen und da sich verschiedene physiologische Tatsachen für die uneingeschränkte Kontinuität ins Feld führen lassen, liegt kein Grund vor, jene zu bezweifeln.

b) Wir kommen nunmehr zur Entwicklungsgeschichte der Plasmodesmen. Auch hier wird der Mangel an Tatsachen empfunden. Schon TANGEL (1880, S. 182) fiel die spindelförmige Figur, die die Fäden in der Tüpfelschließhaut bilden, auf. RUSSOW (1883, S. 573ff.) wurde bald darauf von dieser äußerlichen Ähnlichkeit mit der achromatischen Figur der Karyokinese überrascht und glaubte, daß diese auch einen genetischen Zusammenhang zwischen den beiden Erscheinungen bedeutete. Er bemüht sich, den Nachweis zu erbringen, daß die Plasmodesmen persistierende und in die Membran eingebettete Verbindungsfäden wären. Seitdem hat namentlich GARDINER (1898, S. 110) der nämlichen Auffassung gehuldigt. Wie aber KIENITZ-GERLOFF (1891), STRASBURGER (1897, 1901) u. a. zeigten, ist diese Hypothese ohne jeglichen Grund. A. MEYER (1920, S. 536) findet es jedoch a priori wahrscheinlich, daß bei der Zellteilung sofort Plasmabrücken primär erhalten bleiben.

Die meisten in fertigen Zellen beobachteten Plasmodesmen dürften jedenfalls schon im Meristem durch Perforierung der jungen Wandungen entstanden sein²⁾. Die später angelegten Verdickungsschichten werden dann an den betreffenden Stellen ausgespart. Der Zeitpunkt ihres Entstehens läßt sich noch nicht feststellen; in Zellen mit gleitendem Wachstum müssen sie jedenfalls später als sonst fertiggestellt werden. Diese nachträgliche Bildung von Plasmodesmen ist nicht merkwürdiger als die sekundäre Bildung korrespondierender Tüpfel in den Tyllen und anderwärts³⁾. Auch in den Wänden der Milchröhren sind nach STRASBURGER die Plasmodesmen sekundären Ursprungs. Eine nachträgliche Entstehung von Plasmaverbindungen findet nach STRASBURGER auch zwischen den aufeinander zu wachsenden Zellen von Reis und Unterlage bei Pfropfungen von *Abies nobilis* auf *Abies pectinata* und *Ficea pungens* auf *Picea excelsa* statt⁴⁾; die aufeinanderstoßenden Wände dürften auch hier sehr

¹⁾ 1901, S. 368f. Vgl. dagegen KIENITZ-GERLOFF, 1902, S. 108.

²⁾ Siehe z. B. KUHLE, 1900, S. 31.

³⁾ Vgl. JOST, 1901, S. 8; STRASBURGER, 1901, S. 509; NEEFF, 1914, S. 510. Ob sekundär entstandene Tüpfel auch Plasmodesmen enthalten, ist nicht ausgemacht. Vgl. auch JÖNSSON, 1892, S. 513.

⁴⁾ STRASBURGER, 1901, S. 585ff. Schon VÖCHTING, 1892, S. 119, beobachtete einmal Tüpfelbildung an den verwachsenen Wänden bei Pfropfung von Sproß und Wurzel

dünn sein. Beispiele von Durchbohrung schon verdickter Wände kennt man überhaupt nicht. Mit größerer Sicherheit als STRASBURGER in dem erwähnten Beispiel konnte BUDER (1911, S. 215) Plasmabrücken nachweisen zwischen den beiden Zellenarten einer Periklinalchimäre von *Cytisus purpureus* und *Laburnum vulgare*. Erstere bildete die Epidermis, letztere das unterliegende Gewebe.

Von Interesse ist eine Beobachtung KUHLAS (1900, S. 50f.) an der Grenze zwischen dem Haustorium von *Viscum* und dem Gewebe der als Wirt dienenden *Aesculus Pavia*. Die an den Senker direkt angrenzenden Zellwände des *Aesculus*-Parenchyms zeigten sich hier und da von Plasmafäden durchbohrt; diese gingen aber nur bis zur Mittellamelle und endeten hier mit einer knöpfchenartigen Anschwellung. Diese Beobachtung scheint für die Annahme zu sprechen, daß die durchgehenden Plasmodesmen aus in der Mitte aufeinandertreffenden Vorsprüngen der zwei Protoplasten resultieren. Man hat wohl dabei ähnliche Reizwirkungen wie etwa bei der Bildung der Kopulationsäste an *Spirogyra* anzunehmen. Bleibt die Reizbeantwortung wie im oben angegebenen Fall von der einen Seite aus, so entstünden nur halbe Fäden. Tatsächlich lehren z. B. die Beobachtungen NOLLS (1897) an Siphoneen, daß artfremde Plasmen häufig eine abstoßende Wirkung aufeinander ausüben. Es überrascht deshalb nicht, daß Pfropfungen nur zwischen ganz bestimmten Arten gelingen; denn als Bedingung einer echten Pfropfung, wo also morphogene und tropistische Reize durch die Impfstelle hindurch fortgeleitet werden, muß man wohl das Entstehen plasmatischer Verbindungen zwischen Reis und Unterlage annehmen.

3. Funktion der Plasmodesmen. Die Entdeckung der Plasmodesmen durch TANGL und RUSSOW führte zur Wiederbelebung der Vorstellung von HOFMEISTER (1867, S. 189) und SACHS (1887, S. 94), daß der Organismus kein bloßes Aggregat von Zellen sondern ein einheitliches Wesen darstellt, wo die einzelnen Zellen eine sehr untergeordnete Stellung einnehmen. Die Zellwände erscheinen nicht mehr als die Wächter einer unbedingten Abgeschlossenheit der Protoplasmen, sondern man konnte die Pflanze als einen einzigen riesengroßen, durch zahllose Wände gekämmerten Protoplast auffassen. Obwohl mit der bloßen Feststellung protoplasmatischer Vereinigung der Zellen keine unmittelbare Einsicht in die Lebensvorgänge gewonnen ist, so bekommt man doch hierdurch ein neues wichtiges Erklärungsmittel.

Die Plasmodesmen wurden teils als Stoffleitungs Kanäle teils als Reizleitungswege angesprochen. Eigentliche Beweise für die eine oder die andere Funktionsart hat man nicht beigebracht. Daß die im Protoplasma stattfindenden Reizvorgänge vielfach eher durch die Fäden, welche die Kontinuität der lebenden Substanz ermöglichen, als durch die toten Wände hindurch fortgeleitet werden, darüber herrschen wohl gar keine Zweifel¹⁾. Doch sind die Versuche STRASBURGERS (1901, S. 563ff.),

von *Beta vulgaris* aufeinander. A. MEYER (1902 b, 1920, S. 540) bezweifelt STRASBURGERS Angaben, weil es nach ihm nicht möglich ist, die Zellen der beiden Komponenten an der Pfropfstelle sicher voneinander zu unterscheiden (vgl. A. MEYER und SCHMIDT 1910, HERSE, 1908, S. 95). Durch Beachtung der Chromosomenzahl, eventl. Karyosomenzahl in den Kernen ließe sich doch wohl ein Unterscheidungsmerkmal auffinden.

¹⁾ Vgl. KLEBS, 1884; PFEFFER, 1897, S. 97; FITTING, 1907, S. 74.

in denen nachgewiesen wird, daß in plasmolysierten Wurzeln und Sprossen nach Aufheben der Plasmolyse der Geotropismus ausgelöscht ist, nicht beweisend, wie er auch selbst zugibt. Denn plasmolysiert gewesene Zellen genesen selten und haben in der Regel auch die Wachstumsfähigkeit verloren. Das Vorhandensein von Plasmodesmen in Perzeptions- und Bewegungsorganen (Ranken, Fühlborsten und Mesophyll von *Dionaea*, Filamenten von *Berberis* usw.) ist offenbar auch kein entscheidendes Argument für Reizleitung, auch wenn sie an diesen Stellen reichlich vorkommen würden¹⁾, da es sich gezeigt hat, daß alle lebenden Zellen mittels Plasmodesmen zusammenhängen. Auch mit der Tatsache, daß die Zahl der Verbindungen in verschiedenen Richtungen verschieden ist oder daß gewisse Gewebe fast isoliert sind, läßt sich nichts anfangen, solange nicht durch Versuche festgestellt ist, in welchen Richtungen bzw. Geweben die Reizleitung vorzugsweise erfolgt. Die Annahme von TOWNSEND (1897), daß in plasmolysierten, kernlosen Protoplastenteilen eine Reizübertragung von angrenzenden Zellen durch Plasmodesmen stattfände, ist nicht sehr fest begründet. Andererseits ist noch nicht endgültig bewiesen, daß Reizleitung nur durch Diffusion durch die Zellwände erfolgen könnte, obwohl diese Möglichkeit selbstverständlich nicht an sich unwahrscheinlich ist²⁾.

Inwieweit die Plasmodesmen zugleich oder vorwiegend als Stoffleitungsbahnen funktionieren, ist auch nicht ausgemacht. Manches spricht dafür, daß bei *Volvox* die heranwachsenden Eier und Sporen durch die Plasmaverbindungen Nährstoffe von den vegetativen Zellen zugeführt erhalten³⁾. Betreffs des Endosperms wird meist angenommen, daß die hier reichlich vorkommenden Verbindungen Enzyme oder dergleichen leiten, bzw. Angriffspunkte der membranlösenden Enzyme darstellen⁴⁾. Übrigens wird das Vorhandensein von Plasmafäden in der Membran das Aufsaugen diffusibler Stoffe erleichtern, auch wenn diese nicht direkt mit Stoffleitung betraut wären. Andererseits sind Fälle bekannt, wo ein ausgiebiger Nährstofftransport durch bloße Zellwände, ohne Vermittlung von Plasmodesmen erfolgt, z. B. in den Haustorien von *Viscum* und *Cuscuta*, in dem im Endosperm liegenden Embryo usw.⁵⁾. Auch die Flechtengonidien stehen mit den ihnen anliegenden Pilzhyphen in keiner plasmatischen Verbindung. Die Siebröhren von *Cuscuta* sind jedoch mit dem Phloëm des Wirtes direkt verbunden.

Daß unter besonderen Bedingungen Plasma und sogar Kerne durch Plasmodesmen hindurchtreten können, wird durch die Versuche von MIEHE bewiesen. Beim Abziehen der Epidermis gewisser Pflanzen treten

¹⁾ Solches wird übrigens nur für die Wurzelhaube von *Pinus* angegeben (HILL, 1901, 103).

²⁾ BOYSEN-JENSEN, hat mit *Avena*-Coleoptilen Versuche gemacht, die für eine Reizfortpflanzung durch Diffusion zu sprechen scheinen; die Versuche sind durch PÁAL (1918) bestätigt worden.

³⁾ Siehe A. MEYER, 1896, S. 205.

⁴⁾ GARDINER, 1898, S. 106; STRASBURGER, 1901, S. 535. Theoretisches über Stoffleitung durch feine Poren siehe BROWN und ESCOMBE, 1900, S. 223.

⁵⁾ KUHLA, 1900, S. 50; STRASBURGER, 1900, S. 599; HILL, 1901; SCHMIDT, Bau und Funktion der Siebröhren, 1917, S. 98. Über Pfropfsymbionten siehe MEYER und SCHMIDT, 1910, S. 317.

die Kerne blitzschnell in Nachbarzellen über¹⁾. Zu nennen wären hier auch Angaben von IKENO (1898) und ARNOLDI (1900) über Wanderung von Inhaltsstoffen vom Endosperm der Gymnospermen in das Ei, obwohl diese und ähnliche Befunde auch auf der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten beruhen könnten. Ob ein Hinübertreten von Plasma und Kernsubstanz auch normal stattfinden kann, erscheint sehr fraglich. A. MEYER konnte in den *Volvox*-Plasmodesmen niemals Strömung, d. h. Fortschaffung fester Partikel beobachten. Würde also hier wirklich Substanzbewegung stattfinden, so müßten die Plasmodesmen wie Siebe wirken. Auch die Erfahrungen über Pfropfhybriden sprechen nicht für diese Annahme²⁾. Trotz der plasmatischen Verbindungsfäden erhalten die Zellen ihre physiologische Selbständigkeit, was man daraus ersieht, daß verschiedenartige Gewebe und Zellen ganz unvermittelt nebeneinander liegen. So sind ja die Anthokyan, Gerbstoff oder Oxalatkristalle enthaltende Zellen zwischen solchen ohne diese Stoffe eingesprenkelt. Dies wäre kaum denkbar, wenn durch die Plasmodesmen ein Hinüberströmen von Protoplasma stattfände. Es ist wohl deshalb am richtigsten, die Plasmodesmen als besondere Differenzierungen des Plasmas zu betrachten, in denen also die Fortleitung von Stoffen bezw. von Molekülschwingungen besonders geregelt wird, obwohl unter abnormen Bedingungen die Kanälchen auch vom gewöhnlichen Plasma durchspült werden können. Um sich die Funktion der Plasmodesmen zu erklären, muß man der herrschenden Ansicht über die Hautschicht gewisse Züge entlehnen, ohne daß deshalb eine Identität zwischen Hautschicht und Plasmodesmen behauptet werden muß. Man könnte auch auf die Cilien hindeuten; diese sind ganz bestimmten Funktionen angepaßte Plasmafortsätze, in denen auch Reizleitung konstatiert wurde. Es ist ja sehr gut möglich, daß die Plasmodesmen nicht überall identische Zusammensetzung und gleiche Funktion besitzen; in einem Fall mögen sie sich der Hautschicht nähern, in einem zweiten den Cilien, in einer dritten dem undifferenzierten Protoplasma. Letzteres dürfte vielleicht für *Volvox* und die Pilze der Florideenreihe zutreffen³⁾. Es bleibt der künftigen anatomisch-physiologischen Forschung vorbehalten, in diese Dinge Klarheit zu bringen.

Bei der unzweifelhaften Sonderstellung der Plasmodesmen, die uns verbietet, sie als gewöhnliche Plasmastränge zu betrachten, verliert jedenfalls die Vorstellung vom Gesamtorganismus als einem Symplasten etwas von ihrem Arrogans. Es geht nicht an, diesen Symplasten schlechtweg mit der Siphoneenzelle zu vergleichen. Denn der Austausch zwischen den verschiedenen Teilen z. B. von einer *Caulerpa* unterliegt keinen besonderen Beschränkungen. Besser wäre hier ein Vergleich mit dem tierischen Organismus am Platze.

¹⁾ MIEHE, 1901, S. 105; vgl. auch TANGL, 1884; KÖRNICKE, 1909; NĚMEC, 1904. Obwohl STRASBURGER (1901) in MIEHES Objekten Plasmodesmen fand, könnten ja bei den plötzlichen Druckänderungen kleine Risse in der Wandung entstanden sein. (KIENITZ-GERLOFF, 1902, S. 114.) SCHWEIDLER, 1910, fand jedoch keine Risse. Über Kernübertritte vergleiche ferner SCHRAMMEN, 1902; NĚMEC, 1910, S. 234; WINKLER, 1916, S. 417.

²⁾ Vgl. WINKLER, 1909; STRASBURGER, 1909; NĚMEC, 1910, S. 241. KIENITZ-GERLOFFS Annahme (1891), daß in Gefäßen oder Blättern im Herbst ein Zurückziehen des Plasmas durch die Plasmodesmen stattfindet, ist, wie STRASBURGER (1901) gezeigt hat, nicht zutreffend. — PFEFFER (1892, S. 275) konnte keinen Durchtritt von Protoplasma durch Plasmodesmen experimentell erzielen.

³⁾ Vgl. MEYER, 1896, S. 197; 1902, S. 142, 167.

B. Zellfusionen. Symplastenbildung

Als Zellfusionen sind plasmatische Verbindungen von zwei oder mehreren Zellen zu betrachten, wobei eine ungehinderte Kommunikation und eventuell auch ein freies Übertreten von Plasma zwischen den Gliedern stattfinden kann. Typische Zellfusionen sind die gegliederten Milchgefäße und die Tracheen, in welchen Fällen eine mehr oder weniger vollständige Resorption der Querwände stattfindet. Auch bei der Befruchtung der Siphoneen, der Florideen, der Ascomyceten usw. findet Zellfusion statt, indem sich die männliche Zelle an die weibliche legt, worauf durch partielle Resorption der Wandsubstanz ein Loch entsteht, durch welche der Inhalt der männlichen Zellen sich ganz oder teilweise in die weibliche ergießt. Desgleichen bei der Befruchtung höherer Pflanzen, wo der Pollenschlauch, an die Spitze des Embryosacks angelangt, sich öffnet und die Geschlechtskerne nebst umhüllendem Plasma heraustreten läßt. Durch eine modifizierte Zellfusion entstehen ferner auch die apogamen Farne und Moose.

1. Gefäße. Bei den aus Reihen langgestreckter Zellen entstehenden Tracheen findet Fusion durch partielle Resorption der Querwände statt. Die Lochbildung geht von Tüpfeln aus, die an geneigten Wänden in Mehrzahl, an quer stehenden Wänden in Einzahl vorkommen. Im ersten Fall entsteht eine leiterförmige Durchbrechung, im letzteren Fall ein zentrales Loch. Die Querwand wird zumeist erst nach beendeter Verholzung resorbiert; hierbei werden jedoch nur die unverholzten Teile der Wand aufgelöst¹⁾. Seltener findet die Fusion vor dem Fertigstellen der Wandverdickungen statt (KNY, 1886).

Nach Resorption der Querwand findet häufig eine Verschmelzung der Protoplasten zu einem zusammenhängenden Wandbeleg statt, der in den Tracheen mancher Pflanzen (*Cuscuta*, Blattgelenke von *Malva*, *Fraxinus*, *Secale*, *Hordeum*, *Triticum*, *Pinus nigra*, *Larix*, *Taxus*, *Gingko* u. a.) auffallend lange am Leben bleibt (LANGE, 1901). Die Bildung eines mehrkernigen Symplasten wurde von KNY bei *Yucca*, *Aloe*, *Dracaena* u. a., von LANGE bei *Tilia*, *Malva*, *Hippuris*, *Fraxinus*, *Plantago*, *Cucurbita*, *Helianthus* beobachtet. Bei andern Pflanzen verschmelzen die Protoplasten nicht; bei Plasmolyse trennen sich dann die

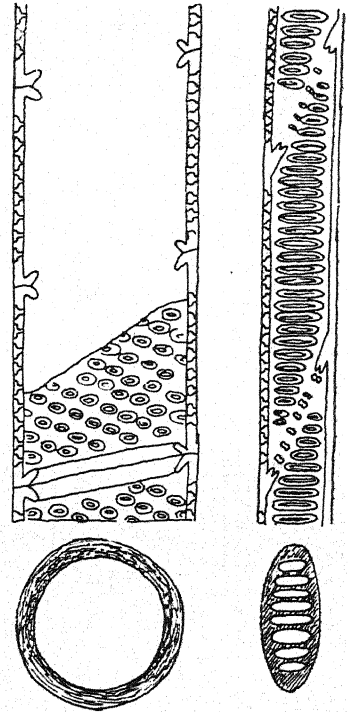


Fig. 73. Schema von Gefäßen mit beinahe senkrecht und sehr schräg stehenden Querwänden. Centrale, bezw. leiterförmige Wanddurchbrechung. Nach ROTHERT 1913.

¹⁾ STRASBURGER, 1882, S. 50, 79ff.; LANGE, 1891, S. 396.

einzelnen Glieder des Protoplasmainhaltes¹⁾. — Die Gefäßglieder sind besonders große Zellen, die häufig zwei oder mehrere Kerne oder seltener einen durch Verschmelzung entstandenen großen Kern enthalten²⁾. Die

Symplastenbildung beginnt also sehr früh und diese durch Teilung geschaffene Mehrkernigkeit arbeitet selbstverständlich der späteren Fusion in die Hände, da die Zahl der Querwände mit der Größe der Glieder abnimmt. Die primäre Symplastenbildung hat aber außerdem wohl den Zweck, das Lumen weit zu machen.



Fig. 74. Junges Gefäß aus der Keimwurzel von *Zea Mays*. Die plasmolysierten Protoplasten sind nicht miteinander verschmolzen.

Nach
HABERLANDT
1918.

2. Milchröhren. Sekretbehälter. Eine sehr vollständige Verschmelzung von Protoplasten findet in den gegliederten Milchröhren statt, obwohl hier, wie bei den Gefäßen, die Trennungswände ganz oder nur teilweise durchbrochen werden. Diese Milchgefäße entstehen durch Fusion von Meristem- oder Cambiumzellreihen. Bei *Musa* und *Chelidonium* werden die Querwände nur in der Mitte durch ein oder wenige Löcher perforiert. In den meisten Fällen verschwinden die Querwände vollständig, so daß an der fertigen Röhre keine Spur davon übrig ist³⁾. Bei den Milchröhren findet auch häufig, wie bei Pilzhypen, eine Durchlöcherung der Wand statt, wenn zwei Äste in Kontakt geraten. Es entsteht so ein reich verzweigtes und anastomosierendes Röhrensystem. Auch die Milchröhren der *Lactarius*-Arten entstehen aus Zellenreihen (Hyphen) durch Resorption der Querwände (WEISS, 1885).

Die Milchröhren enthalten einen Symplasten mit zahlreichen Zellkernen⁴⁾, in dem Strömung vorkommt und der längere Zeit am Leben bleibt⁵⁾.

Ob bei den lysigen entstandenen Sekretbehältern (Schleimröhren usw.) im fertigen Zustand ein Protoplast enthalten ist, scheint wenig untersucht zu sein⁶⁾. Obwohl der Vorgang etwas anders als bei den bisher geschilderten Fusionen verläuft, kann man jedoch wie bei den Milchröhren von einer Symplastenbildung sprechen. Durch Resorption der das Sekret enthaltenden Zellen entstehen große Behälter oder Röhren. Die Fusion hat hierbei keinen so geordneten Verlauf wie bei den Gefäßen, sondern die Zellwände der als rundliche oder strang-

¹⁾ STRASBURGER, 1882 (*Bryonia dioica*, *Impatiens glandulosa*); HABERLANDT, 1918, S. 361; (*Zea Mays*).

²⁾ Vgl. PIROTTA und BUSCALIONI, 1898, S. 237; SMOLAK, 1904; NĚMEC, 1910, S. 120 ff.

³⁾ DE BARY, 1877, S. 199.

⁴⁾ TREUB, 1882; SCHMIDT, 1882; KALLEN, 1882, S. 65.

⁵⁾ BERTHOLD, 1886, S. 29; HABERLANDT, 1918, S. 314; hier weitere Literatur. Die Lebendigkeit der Milchröhren wird besonders durch ihre Regenerationsfähigkeit und Wundheilungsfähigkeit erwiesen. Vgl. TISON, 1900, 1904. (Nach KÜSTER, 1916, S. 130.)

⁶⁾ Nach BERTHOLD (1886, S. 28 f.) gelingt der Nachweis eines plasmatischen Wandbelegs in den sekretarmen Schläuchen von *Silybium marianum* und *Pharbitis hederacea*.

förmige Gewebekörper vorgezeichneten Behälter werden ringsum vollständig oder bis auf undeutliche Reste aufgelöst¹⁾.

Auch zwischen Raphidenzellen ist von SAMUELS Fusion beobachtet. Bei *Anthurium* kann die Wand zwischen zwei Raphidenzellen verschwinden und die Protoplasten mitsamt den Kernen verschmelzen (SAMUELS, 1913).

3. Zellfusionen bei Pilzhypen. Fusionen zwischen den septierten Hyphen der Pilze sind schon von MORREN, DE BARY u. a. beschrieben worden²⁾. Sie entstehen dort, wo Hyphenäste aufeinander treffen (indem sie entweder aufeinander zuwachsen oder wenn zwei dicht nebeneinander laufende Hyphen ganz kurze Ausstülpungen bilden), etwa wie bei den Milchröhren und sind für eine große Anzahl Pilze bekannt (Saccharomyceten, Ustilagineen, Mucorineen, Ascomyceten, Basidiomyceten, Flechten usw.)³⁾. Die an der Fusionsstelle aufgelösten Wände gestatten freien Durchtritt und Verschmelzung der Plasmen, die in lebhafter Strömung begriffen zu sein pflegen. Nicht nur im Mycel kommen Fusionen vor, sondern auch zwischen Strang-, Sclerotien- und Fruchtkörperhypen. Auch Milchzellen (*Lactarius*) scheinen fusionieren zu können. Bei den Ascomyceten sind Fusionen auch zwischen Sporen sowie zwischen Sporen bzw. Asken und Mycelzellen beobachtet worden. Eine besondere Art von Fusionen sind die sog. Schnallen, welche entstehen, wenn ein kurzer, dicht unter einer Querwand stehender Zweig sich nach oben krümmt und mit der oberen Zelle fusioniert. Die Schnallenbildung ist sehr variabel, das Grundsätzliche ist aber immer eine Fusion zwischen zwei angrenzenden Zellen. Die Schnallenbildung ist besonderen Bedingungen unterworfen, und wird meist nur in späteren Entwicklungsstadien beobachtet⁴⁾.

Die Pilzzellenfusionen bekommen ein erhöhtes Interesse dadurch, daß die anfangs weite Öffnung zwischen den verschmolzenen Hyphen vielfach bald durch eine ringförmig angelegte und zentripetal wachsende Membran bedeutend eingeengt wird. Die Kontinuität des Plasmas wird jedoch nicht aufgehoben, indem ein kleines Loch ausgespart bleibt, durch das ein dünner bis äußerst zarter Plasmafaden zieht. In ganz ähnlicher Weise entstehen die Plasmaverbindungen zwischen den aufeinander folgenden Zellen einer Hyphe. Die Plasmodiesmen bei den Pilzen sind demgemäß auf unvollständige Wandbildung zurückzuführen; sie kommen fast immer in Ein- oder seltener Zweizahl vor und stehen ihrer Ent-

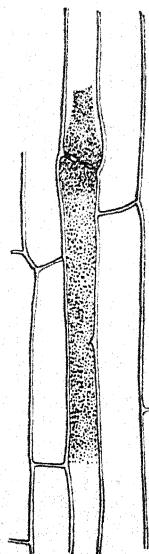


Fig. 75. *Chelidonium majus*. Stück einer Milchröhre mit einer perforierten Querwand, aus der Stengelrinde. Vergr. 225. Nach DE BARY 1877.

¹⁾ Vgl. DE BARY, 1877, S. 210, 446, 541; HABERLANDT, 1918, S. 479ff. und die an diesen Stellen zitierte Literatur. Siehe ferner dieses Handbuch II. Abtlg. unter „Interzellularen“ und „Exkretionsgewebe“. (Der Herausgeber.)

²⁾ Siehe A. MEYER, 1902; REINHARDT, 1892.

³⁾ Siehe die Literaturzusammenstellung bei MEYER a. a. O.

⁴⁾ Siehe MEYER, 1902, S. 159; KNIEP, 1913, 1915, 1917.

stellung gemäß in der Mitte der Querwand¹⁾. Manchmal, namentlich bei den Fusionen bleibt die Öffnung dauernd groß (A. MEYER, 1902, S. 163; REINHARDT, 1892; TERNETZ, 1900, S. 279), so daß Protoplasmaströmung durch sie hindurch stattfindet. Bei dem vorparasitischen Mycel der Ustilagineen ist die dauernd offene Fusion Regel, so daß das Plasma durch die Öffnungen wandern kann²⁾.

In den sehr feinen Plasmaverbindungen ist aber keine Strömung zu beobachten, dagegen behält das Plasma nach A. MEYER seine all-

gemeinen Eigenschaften (kann z. B. Zellhaut bilden) und ist, nach seiner Ansicht, wie bei *Volvox* (S. 132) mit einem Pseudopodium vergleichbar. Ob die Pilzplasmodesmen nicht den Plasmaverbindungen anderer, namentlich höherer Pflanzen gleichzustellen sind, läßt sich zurzeit nicht entscheiden. Wissen wir doch gar nichts Sicheres über die Funktion der Plasmodesmen überhaupt. Wie bei höheren Pflanzen sind auch bei den Pilzen Verbindungen zwischen allen Zellen des Individuums nachgewiesen (A. MEYER, 1902, S. 143 ff.).

Was die Bedeutung der Zellfusionen anbelangt, so kann sie wohl eine doppelte sein. Einmal trägt die netzartige Verbindung der Hyphen sehr zur mechanischen Festigkeit, z. B. im Fruchtkörper oder in den Sclerotien, bei. Man kann sogar von einem „Fusionsgewebe“ sprechen, das ungefähr einem sehr lockeren Schwammparenchym der Laubblätter ähnlich sieht³⁾. Zweitens kommt den Fusionen außer dieser mechanischen Bedeutung sicher auch eine Aufgabe zwecks Erleichterung der Nährstoff- und Wasserleitung und überhaupt des Lebenszusammen-

hangs zu. Diese Aufgabe ist wohl die ursprüngliche und wichtigste, weil Fusionen schon im Mycel usw. vorkommen, wo die mechanischen Bedürfnisse gering sind. Daß allgemein eine Durchmischung (Kopulation) der einzelnen Cytoplasmen beabsichtigt sei, wie DANGEARD (1896, S. 283) und A. MEYER wollen, ist möglich. Vielleicht kommt der Schnallenbildung die Bedeutung⁴⁾ eines primitiven Geschlechtsprozesses zu. Eine Kernverschmelzung kommt dagegen auch bei den Schnallenfusionen nicht vor. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß Schnallen bei Querwänden entstehen, die ohnedies durch Plasmafäden durchbrochen sind.

4. Siebröhren⁵⁾. Obwohl die Siebröhren unter Fusionen im weiteren Sinn aufgeführt werden, so ist doch nicht für alle Fälle ausgemacht,

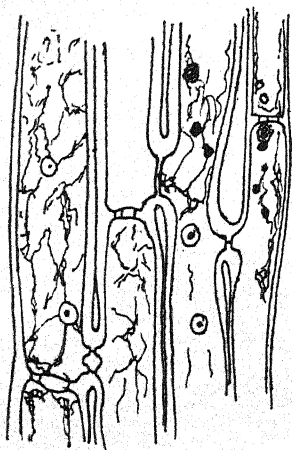


Fig. 76. *Peltigera canina*.
Parallele Hyphen mit Plasma-
brücken.

Nach A. MEYER 1902.

¹⁾ KIENITZ-GERLOFF, 1902, S. 105, fand bei der Flechte *Peltigera* mehrere Verbindungen durch dieselbe Wand, die hierdurch Ähnlichkeit mit einer Siebplatte bekommt.

²⁾ DANGEARD; MEYER, 1902, S. 165.

³⁾ A. MEYER, 1902, S. 159; LINDAU, 1899, S. 19, sprach von einem „Plectenchym“.

⁴⁾ Vgl. auch KNIPE, 1913, 1915, 1917.

⁵⁾ Siehe RUSSOW, 1882, S. 257; KUHLE, 1900, S. 41; STRASBURGER, 1891, S. 286, 1901; HILL, 1908; E. W. SCHMIDT, 1917 (hier die Literatur).

daß die einzelnen Glieder mehr einen Symplasten bilden als die durch gewöhnliche Plasmodesmen verbundenen Zellen. Die Siebröhren bieten, scheint es, Beispiele für Übergänge zwischen spezifisch begrenztem und schrankenlosem Austausch zwischen den Zellen, in ähnlicher Weise wie oben für die Pilzhyphen geschildert worden.

Wie bei den Gefäßen nehmen die Durchlöcherungen der Wände bei den Siebröhren ihren Ursprung aus gewöhnlichen Tüpfeln, die bei quer stehenden Wänden in Mehrzahl fast die ganze Breite einnehmen, bei schiefen Wänden in mehreren zumeist langgestreckten Platten angeordnet sind. Die Tüpfelschließhäute sind von Plasmodesmen durchzogen, die sich erweitern oder verschmelzen und so die Plasmastränge der Sieblöcher darstellen. Nach SCHMIDT¹⁾ zeigen die jungen Schließhäute keinerlei Perforation, die Plasmodesmen entstehen also nachträglich, wie dies auch für andere Zellen behauptet wird (S. 133).

Über den Verlauf der weiteren Entwicklung der Plasmodesmen herrschen strittige Ansichten. Ich will hier nur erwähnen, daß nach HILL in den Plasmasträngen Schleimfäden ausgeschieden werden, während sich SCHMIDT nicht von dem Vorhandensein einer Plasmaröhre überzeugen konnte sondern massive Fäden annimmt, die allerdings in einer Schicht von Callose eingebettet sind²⁾. Andere Forscher, wie A. FISCHER, behaupten, daß in gewissen Fällen auch der Zellsaft durch den Porus zieht, die Methode, deren sich FISCHER³⁾ bedient (Fixierung in kochendem Wasser, wobei der eiweißhaltige Saft gerinnt), ist aber nicht unzweideutig. Sicher ist also jedenfalls, daß eine plasmatische Kontinuität besteht⁴⁾.

Wie weitgehend diese Kontinuität ist, bleibt für jeden Fall zu untersuchen. Die durch Erweiterung bzw. Verschmelzung der Plasmastränge aufgelöste Schließhaut von jedem Porus wird später wieder durch einen sekundär entstandenen Membranring verengt. Ferner wird eine dicke Schicht von Callose auf der Oberfläche der Membran, auch in dem Porus, abgelagert. Die weitesten Siebporen kommen bei den Schling- und Kletterpflanzen vor. Bei *Cucurbita* und *Lagenaria* erreichen sie eine Weite von 5 μ und darüber. Häufig sind sie aber kaum geräumiger als die Plasmodesmen. Für die meisten Pflanzen ist schon 2 μ ein zu hoher Durchschnittswert; bei vielen Angiospermen und allen Gymnospermen standen sie für DE BARY (1877, S. 181) oft an der Grenze deutlicher Erkennbarkeit.

Zumeist wird angenommen, daß die Siebporen echte Fusionen darstellen, die also eine ausgiebige Massenbewegung des Zellinhaltes durch die ganze Röhre erlauben. Man verweist hierbei unter anderem auf das bekannte Ausfließen des Saftes aus angeschnittenen Siebröhren, das die älteren Anatomen verleitet hat, dieselben für „vasa propria“ zu halten (vgl. S. 16). Aber in diesem Fall könnten ähnliche abnorme Verlagerungen wie bei den verletzten Epidermiszellen der Monokotylen vorliegen (vgl. S. 136). Auch konnte SCHMIDT bei Zentrifugieren mit außerordentlich hohen Kräften kein Herausschleudern des Siebröhreninhaltes

¹⁾ 1917, S. 23. HILL, 1908, S. 260.

²⁾ HILL, 1908; SCHMIDT, 1917, S. 26f.

³⁾ FISCHER, 1886, 1899. Vgl. KUHLA, 1900, S. 41.

⁴⁾ HILL deutet, wie STRASBURGER betreffs der Plasmodesmen, auf die Möglichkeit hin, daß die Fäden in der Mitte durch eine dünne Lamelle getrennt sind.

durch die Siebplatte feststellen, wohl aber eine positive Verlagerung desselben innerhalb der einzelnen Glieder¹⁾. Da die Siebröhren vielfach, obwohl ohne strikte Beweise, als Leitungsorgane für organische Stoffe angesehen werden²⁾, bleibt vorläufig recht rätselhaft, wie der Zellsaftinhalt durch die Plasmastränge hindurch transportiert werden soll. Ob der stofflich unbekannten Kallussubstanz hierbei eine Rolle zufällt, wissen wir auch nicht. Übrigens sind ja die Siebplatten bei mehrjährigen

Pflanzen häufig zeitweise verstopft. Von einer unter allen Umständen offenen Kommunikation kann also nicht gesprochen werden und wir müssen es unentschieden lassen, ob die Fusion einen unbeschränkten Austausch gestattet oder qualitativ regulierend wirkt. Auch als Reizleitungswege wurden die Siebröhren in Anspruch genommen; diese Annahme ist aber ganz hypothetisch³⁾.

5. Periplasmodien⁴⁾. In der Tapetenschicht der Sporangien der verschiedensten Pflanzen findet eine weitgehende Auflösung der Scheidewände statt, so daß die einzelnen Protoplasten zu einem massigen, mehrkernigen, die Sporen umhüllenden Symplasten zusammentreten. Die Hauptfunktion des Periplasmodiums scheint die Ernährung der wachsenden Sporen zu sein. In speziellen Fällen, wie bei *Equisetum* und *Azolla*, kommt dazu eine formative Tätigkeit, indem sich das Plasmodium an dem Ausbau der Sporenmembran beteiligt. Die Periplasmodien haben eine begrenzte Lebensdauer und werden nach Fertigstellen der Sporen resorbiert.

Fig. 77. Mikrosporangium von *Azolla*.
p = Periplasmodium. sp = Sporen.
Nach HANNIG 1911.

6. Fusionen unter besonderen Umständen. Hier haben wir nun Zellfusionen zu besprechen, die nicht in den normalen Entwicklungs- gang gehören.

Eine Reihe von parasitischen Pilzen haben die Fähigkeit Zellwände zu lösen, wodurch Symplasten entstehen können. Derartige umfassende Fusionen beschrieben KUSANO (1907), BALLY (1912), P. MAGNUS (1897, 1901) u. a.. In dem von letzterem Forscher beschriebenen Parasitismus von *Urophlyctis pulposa* auf *Chenopodium rubrum* entsteht eine siebartige Durchlöcherung der Membranen der Wirtspflanze. Auch unter dem Einfluß von tierischen Parasiten kann Syncytienbildung eintreten.

¹⁾ SCHMIDT, 1917, S. 29; dagegen ANDREWS, 1903.

²⁾ Siehe JOST, 1913, S. 222; SCHMIDT, 1917, S. 85 ff.

³⁾ HANSTEIN, 1880, S. 296; FITTING, 1907, S. 76; HILL, 1908.

⁴⁾ Siehe HANNIG, 1911.

In der durch *Heterodera Schachtii* verursachten Nematodenkrankheit der Zuckerrübe geschieht in derjenigen Zone, wo die Mundöffnung des Parasiten dem Gefäßbündel anliegt, eine Vergrößerung der Zellen, deren Inhalt dann durch teilweise Auflösung der Zellmembran zu einem sehr plasmareichen, vielkernigen Syncytium zusammenfließt (NĚMEC 1911 a).

Beim Parasitismus kann auch ein enges Zusammenleben zwischen den Zellen des Wirtes und des Parasiten eintreten. Die nackten Zellen der Chytridiaceen, z. B. *Olpidium*, bohren sich in die Wirtszellen ein, wo sich dann ihr Lebenszyklus abspielt (s. NĚMEC, 1911 b). Gleiches gilt für die Amöben von *Plasmodiophora Brassicae*¹⁾. Von einer wirklichen Zellfusion kann man jedoch in diesen Fällen nicht reden, denn die Plasmen der Wirtszelle und des Parasiten behalten fortwährend ihre Selbständigkeit und eine Verschmelzung findet nicht statt, obwohl sie sich, wie NAWASCHIN u. a. zeigten, manchmal erst nach Fixierung und Färbung als getrennt unterscheiden lassen.

In die Reihe der echten Fusionen gehören dagegen die S. 135 erwähnten Plasmaübertritte durch Plasmodesmen. Wie SCHWEIDLER (1910) gezeigt hat, können nicht nur Kerne, sondern auch Plasma und Zellsaft übertreten. Die Fusion geschieht nach ihm auf mechanische Verletzung durch normale, obwohl weite Plasmodesmen, und soll auf reinen Druckänderungen beruhen. Einen Übertritt von Kernen beobachtete NĚMEC (1910, S. 224 ff.) in gequetschten *Pisum*-Wurzeln u. a. Objekten. Die nicht selten vorkommenden hyperchromatischen Zellen im Wundgewebe könnten wohl auch z. T. durch Kernübertritte entstanden sein. WINKLER (1916, S. 417) besteht darauf, daß die von ihm experimentell hervorgerufenen, Pfropfstellen entwachsenen Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen, dergleichen vegetativen Fusionen ihre Entstehung verdanken. Die meisten der Pfropfhybride haben sich sonst als Chimären enthüllt und Fusionshybriden (wo also der Inhalt einer Zelle vom Reiskallus mit demjenigen einer Wirtszelle fusioniert) oder „Burdonen“, wie sie WINKLER (1912, S. 11) nennt²⁾, sind noch nicht mit Sicherheit konstatiert³⁾.

Den traumatisch hervorgerufenen Kernübertritten sehr ähnlich sehen die von BLACKMAN u. a. beobachteten Kopulationen von benachbarten Zellen in der Aecidiumanlage von *Phragmidium*⁴⁾. Zu erwähnen wäre auch die von FARMER und DIGBY beschriebene Entstehung apogamer Farne⁵⁾. Hier tritt der Inhalt einer Prothalliumzelle in eine benachbarte Zelle über, woraus nach Kernkopulation ein Sporophyt entsteht. Dies ist ein Gegenstück zu der von WINKLER angenommenen vegetativen Kopulation.

7. Sexuelle Fusionen. Die Wege, auf denen eine Verschmelzung des männlichen und weiblichen Plasmas vollbracht wird, sind höchst verschieden auf verschiedenen Stufen des Pflanzenreichs. Hier können

¹⁾ WORONIN, 1878; NAWASCHIN, 1899.

²⁾ WINKLER, Unters. über Pfropfbastarde, I, 1912, S. 11.

³⁾ Vgl. über diese Frage u. a. NOLL, 1905; STRASBURGER, 1909; WINKLER, 1907, 1908, 1909, 1913, 1915; BAUR, 1909, 1910; NĚMEC, 1910, S. 239 ff., 508.

⁴⁾ Vgl. KURSSANOW, 1910, S. 81. Hier die Literatur.

⁵⁾ FARMER, MOOR und DIGBY, 1903; FARMER und DIGBY 1907.

die Vorgänge nur in groben Umrissen geschildert werden¹⁾. Der eigentliche Unterschied zwischen vegetativer und geschlechtlicher Fusion besteht darin, daß die verschmelzenden Protoplasmen an sich nicht vollständige Artplasmen sind und auch meistens der selbständigen Teilungsfähigkeit ermangeln. Die geschlechtliche Fusion stellt das normale Gleichgewicht her und ermöglicht die Durchmischung genotypisch differenter Idioplasmen²⁾. Da die Geschlechtsplasmen einander aufzusuchen haben, besteht der wichtigste äußere Unterschied zwischen vegetativer und geschlechtlicher Fusion darin, daß bei der letzteren der eine Kontrahent den anderen aufsucht. Die nackten Geschlechtszellen sind zu diesem Zweck oft taktisch reizbar und bei den behäuteten Geschlechtszellen spielen chemotropische Reizbewegungen höchstwahrscheinlich eine große Rolle für das Einleiten des Kopulationsgeschäfts. Uns interessiert hier vornehmlich die Art und Weise, auf welche die behäuteten Zellen fusionieren.

In den phylogenetischen Anfängen der Sexualität ist noch der Unterschied von sonstigen Fusionsvorgängen geringfügig. Bei der Schnallenbildung der Hymenomyceten findet keine Kernkopulation statt, es treten aber in den schnallenbildenden Zellen Kernpaare auf, die sich späterhin konjugiert teilen³⁾, und man hat ja die Vermutung geäußert, daß die Fusionierung der Pilzhyphen ein Durchmischen des Plasmas zum Zweck hat (vgl. S. 140). Recht unklar ist auch noch die Frage der Sexualität der Rostpilze. Hier kopulieren nebeneinander liegende Hyphen durch teilweise Auflösung der trennenden Wand, ohne daß die Kerne verschmelzen. Der Kopulationsvorgang wird von BLACKMAN, CHRISTMAN und KURSSANOW in etwas verschiedener Weise geschildert und es ist nicht ausgeschlossen, daß wenigstens von dem erstgenannten Forscher abnorme Kerndurchtritte mit normaler Fusion verwechselt wurden⁴⁾.

Auf einfache Weise erfolgt nach HARPER (1902) die Befruchtung bei den Erysipheen, indem sich hier Hyphenäste aneinander legen, die an der Spitze einkernige Zellen abgliedern. Ein Loch entsteht zwischen diesen Zellen und der männliche Kern tritt über. Hier erfolgt aber Kernverschmelzung.

Bei den Conjugaten, z. B. bei *Spirogyra*, bilden sich besondere Fortsätze der kopulierenden Zellen. An der Stelle, wo diese aufeinander treffen, werden die Wände aufgelöst und der Inhalt der einen Zelle wandert über.

Verschieden gestaltete Sexualzellen bilden die Florideen, die Ascomyceten und die Ascolichenes, nämlich ein mit schnabelähnlichem Fortsatz (Trichogyne) versehenes Oogonium und ein schlauchähnliches Antheridium. Die Trichogyne des Oogoniums und das schlauchähnliche Antheridium verschmelzen mit den Spitzen. Nach erfolgtem Übertritt des Antheridiiuminhalts wird das Loch durch eine Querwand wieder verschlossen. Bei den Ascomyceten enthalten die Sexualzellen viele Kerne,

¹⁾ Siehe die Lehr- und Handbücher der systematischen Botanik und der Embryologie und die einschlägigen Kap. dieses Handbuchs.

²⁾ Hierbei soll nicht vergessen werden, daß bei vielen Pflanzen eine besondere x-Generation vorkommt. Die Geschlechtszellen sind physiologisch so gestimmt, daß sie ohne Befruchtung zumeist zugrunde gehen.

³⁾ KNIPE, 1917.

⁴⁾ KURSSANOW, 1910.

die zum Teil degenerieren, worauf dann Paarung eintritt (CLAUSSEN 1912). Mit einem Antheridium können bei *Pyronema confluens* 1—3 Oogonien kopulieren (CLAUSSEN 1912, S. 21).

Ein interessantes Verhalten bieten die Saprolegniaceen dar. Hier werden nach wiederholter Kerndegeneration im Oogonium eine Anzahl einkerniger nackter Eizellen ausdifferenziert. Der schlauchförmige Fortsatz des Antheridiums bohrt sich in das Oogonium ein und treibt nach den Eizellen zu besondere Auszweigungen. Erst an den Enden dieser Zweige findet Wandauflösung statt: durch das Loch tritt ein männlicher Kern in das Ei über (TROW 1896, 1898, 1901, CLAUSSEN 1908, 1912).

Bei den Phanerogamen hat die männliche Zelle einen weiten Weg zur Eizelle zurückzulegen. Der Pollenschlauch wächst auf Grund von chemotropischer Reizung oder mechanischer Lenkung seitens des Griffelgewebes bis an die Spitze des Embryosackes bzw. des Eies heran, um sich dort zu öffnen und einen Teil seines Inhalts, namentlich die generativen Kerne (bei den Cycadeen die Spermatozoiden) in diesen zu entleeren. Ehe das Pollenkorn auf die Narbe gelangt, hat es aber einen weiteren oder kürzeren Weg zurückzulegen. Die generativen Kerne entstehen bekanntlich erst bei der Keimung des Pollenschlauches.

Einen recht umständlichen Weg muß die männliche Zelle der Farne, Moose und vieler Algen einschlagen. Sie ist hier schon von Anfang an nackt, indem mehrere Spermatozoiden in einem Antheridium entstehen, dessen Wandung bei der Reife berstet, um diese zu entlassen. Auch die weibliche Zelle öffnet sich unabhängig von der Berührung mit der männlichen Zelle. Die Befruchtung wird daher auch äußerlich eine Fusion nackter Protoplasten.

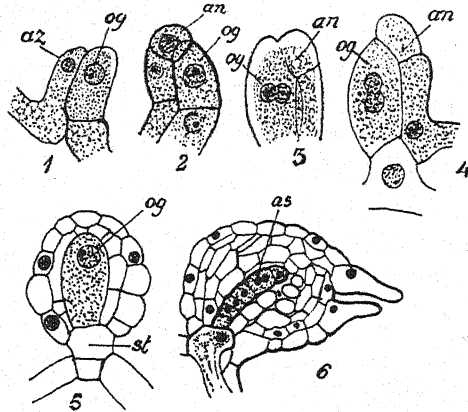


Fig. 78. *Spaerotheca Castagnei*. Befruchtung und Peritheciumentwicklung. 3 Fusion zwischen Antheridium und Oogonium und Übertritt des Antheridiumkerns. Nach HARPER aus Bonner Lehrb.

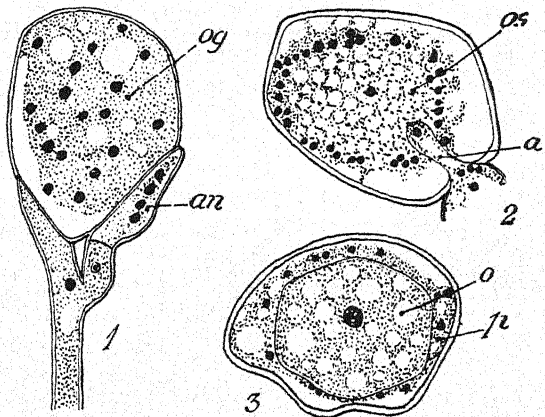


Fig. 79. Befruchtung der Peronosporae. 2 os der Eikern; a der Antheridiumfortsatz. Aus Bonner Lehrb.

7. Schlußbemerkungen über die Bedeutung der Zellfusionen. In diesem Kapitel hatten wir Dinge von sehr verschiedener biologischer Bedeutung zu erwähnen. Das Gemeinsame an ihnen ist etwas Äußerliches. Denn die Verbindung der Protoplasten verschiedener Zellen kann verschiedene Zwecke haben.

Bei der Gefäßbildung ist der Durchbruch der Querwände die Hauptsache; ob hierbei die Protoplasten der einzelnen Glieder fusionieren oder nicht, ist wahrscheinlich unwesentlich, wie namentlich die Fälle lehren, wo solche Fusion nicht erfolgt. Man könnte meinen, der Modus der Gefäßbildung sei teleologisch betrachtet ein Umweg, sehen wir doch die Milchzellen durch Riesenwachstum einer Zelle entstehen. Eben die Milchzellen lehren, daß die Pflanze nicht an eine gewisse Zellgröße gebunden ist und aus diesem Grunde zwecks Schaffung von Gefäßen zur Fusionierung von Zellreihen greifen müßte. Möglicherweise spielt es nun eine Rolle für die Sicherung des Zustandekommens bestimmter Wandskulpturen, daß die Röhre anfangs aus Gliedern besteht. Die Spitze der Gefäße steckt ja in embryonalem Gewebe und muß selbst embryonal sein: wahrscheinlich würde in einem Protoplast nicht die weitgehende Arbeitsteilung möglich sein. Die Milchzellen sind ja auch immer dünnwandig und nicht skulpturiert. Auch die großen Embryosäcke sind gleichförmig gebaut. Ein Zeichen dafür, daß in einer großen Zelle eine gewisse Einheitlichkeit des plasmatischen Geschehens geboten ist, ersieht man daraus, daß zumeist alle Kerne sich gleichzeitig teilen¹⁾. Allerdings gibt es Ausnahmen von dieser Regel. So teilen sich die Kerne der Milchröhren von *Euphorbia* nicht simultan²⁾. Auch im Embryosack schreitet die Kernteilung wellenartig von der Mikropyle bis zu den Antipoden fort. Dies mag darauf hindeuten, daß auch in einem zusammenhängenden Plasma lokale Verschiedenheiten möglich sind, was ja in noch höherem Grade die Siphoneen lehren. Daß aber Mehrzelligkeit die Differenzierung wesentlich erleichtert, unterliegt keinem Zweifel und so haben wir wohl hierin den teleologischen Grund der Fusionsnatur der Gefäße zu suchen.

Bei den Gefäßen hat der Fusionsvorgang nur entwicklungsgeschichtliche Bedeutung und es ist für die Funktion der fertigen Wasserröhre wohl ziemlich gleichgültig, wie die Fusion stattgefunden hat und bis zu welchem Grad die Querwände wirklich eliminiert worden sind. Gleiches gilt für die Milch- und Sekretgefäße. Der Modus der Fusion ist bei den letzteren sehr variierend und betreffs der Milchröhren ist ja bekannt, daß solche teils durch Fusion, teils durch Wachstum entstehen, der Unterschied ist nur ein systematischer. Ganz anders steht es mit den Siebröhren. Denn hier spricht ja die Art, auf welche die Fusion zustande kommt, und der Grad der Verbindung zwischen den einzelnen Zellen eine entscheidende Rolle für die Funktion. Wir wissen zwar, wie oben gesagt, nichts Bestimmtes über diese Funktion, so viel dürfte man aber mit Gewißheit behaupten können, daß die durch die Enge der Siebporen ermöglichte Regulierbarkeit der Leitung besonders wichtig ist. Hierdurch wird es den Siebröhren sicher möglich, auf ver-

¹⁾ Z. B. in Tapetenzellen (WINKLER, 1906), in Gefäßanlagen der Euphorbiaceen, in abnormen mehrkernigen Zellen usw.

²⁾ NĚMEC, 1910, S. 147.

schiedenen Höhen verschiedene Stoffe abzugeben und überhaupt mehr qualitativ in die Stoffökonomie einzugreifen, als wenn sie durch und durch offen wären.

Was endlich die Plasmodesmen anbetrifft, die wegen ihrer Enge und allgemeinen Verbreitung eine Sonderstellung unter den Fusionen einnehmen, so zieht wohl niemand in Zweifel, daß in ihrer Feinheit ein wichtiges Mittel zwecks Einengen des gegenseitigen nahrungs- oder reizphysiologischen Austauschs auf ein für die relative Selbständigkeit der Zellen geeignetes Maß vorliegt. Ob hier die Verbindung der Protoplasten, wie bei den Pilzen, nur ein Überbleibsel seit der Zellteilung oder einen späteren Durchbruch der embryonalen Wand vorstellt, ist für die Frage der Bedeutung der Plasmodesmen ziemlich gleichgültig. Der Vorgang bei der Fusion der Pilzhypen scheint mir ein deutlicher Beweis für die hier entwickelte Auffassung zu sein. Eine Verbindung der Hyphen ist hier aus verschiedenen Gründen geboten (vgl. S. 140), anderseits würde der ganz offene Durchgang des Plasmas durch die Fusionsstellen für die Selbständigkeit der Zellen wenig zweckdienlich sein. Das später erfolgende Einengen der plasmatischen Verbindung ist deshalb teleologisch begreiflich. Anderseits ist die Zartheit der Verbindungen, wie wir sahen, kein absolutes Hindernis auch für einen ausgedehnten Plasmaübertritt. Eben bei den Pilzen gibt es äußerst

feine Kanäle, durch welche Kerne und wohl auch Plasma normalerweise wandern. Die Kanäle, die RUHLAND für die Sterigmen von *Hypholoma appendiculatum* abbildet, dürften wohl kaum weiter als $0,3 \mu$ sein und dennoch wandern Kerne ohne Destruktion hindurch¹⁾. Ob bei den abnormen Kernübertritten durch Plasmodesmen höherer Pflanzen die Kerne intakt bleiben, ist allerdings fraglich (SCHWEIDLER 1910, S. 563).

Während bei den Fusionen der Somazellen, Pilzhypen und Siebröhren ein völliges Durchmischen der Plasmen verhütet wird, also meist keine vollständige Plasmafusion eintritt, sind die geschlechtlichen Fusionsvorgänge eben auf eine so innige Vereinigung der Zellen angelegt, daß diese ihre Selbständigkeit ganz aufgeben und zu einer neuen Einheit verschmelzen. Hierdurch bekommen sie ihren wesentlichen Charakter. Die Geschlechtsverschiedenheit bringt mit gesteigerter Entwicklung des Individuums auch eine räumliche Trennung der Geschlechtsorgane mit sich, die den Kopulationsvorgang auch äußerlich mehr und mehr von den vegetativen Fusionen entfernt. —

Zum Schluß mag etwas über die physiologischen Bedingungen der Fusion erwähnt werden. Eine völlige Verschmelzung kommt erst nach Auflösung der Hautschicht zustande. Schon Protoplasmaaballen

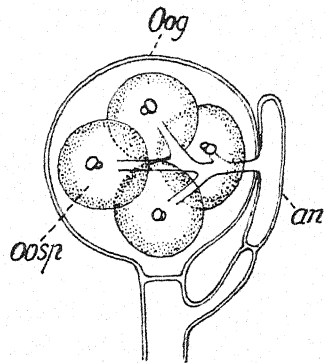


Fig. 80. Befruchtung bei *Saprolegnia*. Schematisch nach CLAUSSEN.

¹⁾ RUHLAND, 1901, Fig. 20; KNIPE, 1913, Taf. 2, Fig. 14—15, S. 599; vgl. auch das Wandern von Kernen in die Haustorien von *Erysiphe communis* (SMITH, 1900) und die Angaben S. 135.

von derselben Art oder derselben Zelle können kürzere oder längere Zeit in Kontakt sein, ehe Verschmelzung eintritt; man kann sich hiervon bei plasmolysierten Objekten überzeugen, wobei freilich dahingestellt werden muß, ob nicht durch die Plasmolyse eine verstärkte Behäutung ausgelöst wird¹⁾. Für die Verschmelzung von Kernen gilt dieselbe allgemeine Vorbedingung²⁾. Auch in der Natur kommt es manchmal nicht zu einer Verschmelzung artgleicher Protoplasmen. So z. B. in den Gefäßen von *Bryonia*, *Impatiens glandulosa* u. a. (S. 137, Anm.), ferner bei den Aggregatplasmodien der Acrasien. Es sei auch auf die direkte Zerklüftung des Plasmodiums in Myxamöben bei *Myxochrysis* hingewiesen³⁾. Dagegen verschmelzen die Myxamöben von *Myxogasteres* glatt miteinander und auch aneinanderklebende Pseudopodien fließen zu einer Einheit zusammen⁴⁾. Gleiches gilt für Teilstücke von Siphoneen, die, wenn sie ein und derselben Art angehören, leicht und glatt miteinander verwachsen. Auch isolierte gleichartige Plasmaportionen vereinigen sich häufig leicht.

Die Verschmelzung kann natürlich auch bei artgleichen Protoplasmen längere oder kürzere Zeit beanspruchen. Bei *Spirogyna* liegen nach KNY (1874) die Gameten einige Minuten abgeplattet nebeneinander, ehe sie verschmelzen. Sehr träge scheint nach KLEBS (1896, S. 430) die Verschmelzung der Gameten von *Chlamydomonas media* zu erfolgen. Nach BRÜCK (1908) gibt es bei den Myxomyceten immer eine Anzahl Amöben, die zur Verschmelzung unfähig sind (vgl. auch CIENKOWSKI 1863, S. 326). Die von KÜSTER (1910) isolierten Plasmaballen von *Albium* können viertelstundenlang aneinander liegen, ehe sie verschmelzen. Ob die schließliche Verschmelzung durch Sprengung oder lokale Auflösung der Hautschicht zuwege gebracht wird, ist unentschieden.

Eine gewisse Beschaffenheit der Plasmaoberfläche dürfte vielfach die Verschmelzung artfremder Plasmen verhindern. So wachsen verschiedene Arten von *Myxogasteres*-Plasmodien durcheinander, ohne zu fusionieren (DE BARY 1864, CIENKOWSKI 1863). Ähnliche Beobachtungen über Foraminiferenplasma haben JENSEN (1896) und SCHAUDINN (1895) gemacht. Vgl. auch PROWAZEK (1901). NOLL (1897) konnte keine Verschmelzung artfremder Siphoneenplasmen erzielen, obwohl sie in innige Berührung gebracht wurden. Hier scheint sogar Abstoßung mitzuspielen.

In anderen Fällen, z. B. wenn Amöben einander fressen, wird die Hautschicht nur des einen Kontrahenten durchbrochen, eine Vermischung der Plasmen kommt nicht zustande. Ähnlich verhält sich die parasitische *Plasmodiophora* zu dem Plasma der Wirtszelle⁵⁾. Der Körper sehr junger Amöben des Parasiten scheint fast mit dem Wirtsplasma zu verschmelzen. Die Entwicklung der Zellen lehrt aber, daß man eine trennende dünne Hautschicht, etwa der Vakuolenwandung vergleichbar, annehmen muß. Der gegenseitige Stoffaustausch kann selbstverständlich durch eine solche

¹⁾ Nach KÜSTER, 1909, haben verschiedenes Medien eine verschiedene Wirkung auf die Verschmelzungsfähigkeit. Vgl. auch KÜSTER, 1910a u. b.

²⁾ Vgl. hierüber die Ausführungen bei NĚMEC, 1910, S. 423 ff.

³⁾ A. PASCHER, 1918, S. 369.

⁴⁾ DE BARY, 1864; SCHRÖTER in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien I, 1; BREFELD, 1884.

⁵⁾ NAWASCHIN, 1899, S. 408.

einfache Grenzschicht viel ausgiebiger werden, als wenn zwei Grenzschichten und dazu noch ein Medium dazwischen geschaltet wäre, wie z. B. bei älteren *Plasmodiophora*-Amöben, die in einer Vakuole liegen.

Eine solche Pseudofusion, wo zwei Plasmen nur die Hautschicht gemeinsam haben, wäre auch bei den Plasmodiesmen möglich (vgl. S. 132), obwohl die Tatsachen nicht sehr hierfür sprechen. Da ferner das Körnerplasma heterogen ist, so wäre wohl auch eine partielle Verschmelzung von zwei Protoplasten denkbar, wo gewisse Teile ihre Selbständigkeit behielten, also dauernd „entmischt“ blieben. Es bleibt aber eine offene Frage, ob man von einem „männlichen“ und „weiblichen“ Plasma in demselben Sinne wie von selbständigen Chromosomen reden kann. Betreffs Chromosomen und auch Chromatophoren ist bekannt, daß sie bei vegetativer und auch sexueller Fusion ihre Integrität erhalten¹⁾. Auch die Kerne verschmelzen zuweilen nicht bei der Befruchtung, sondern teilen sich ein- oder mehrmals konjugiert, bis endlich ein diploider Kern die verschiedenen Chromosomen in sich sammelt. Ich möchte hier nur das vorher erwähnte Verhalten der Kerne bei der Befruchtung und Ascusbildung von *Pyronema confluens* als Beispiel heranziehen.

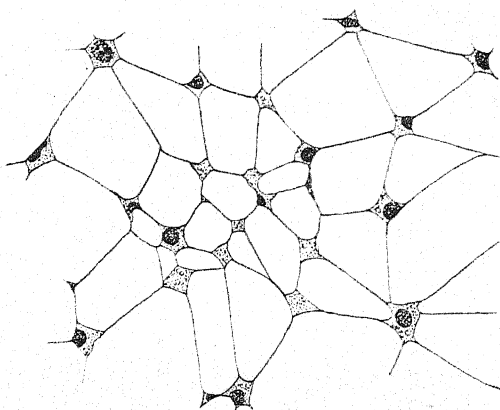


Fig. 81. *Chrysarachnion* PASCHER. Filarplasmodium. In der Mitte ein Nest farbloser Amöben. Nach PASCHER 1917.

Welches die physikalischen Bedingungen sind, die über die Fusion oder das Getrenntbleiben der Kerne entscheiden, wissen wir nicht (vgl. auch NEMEC 1910). Eine partielle Fusion besteht auch bei der Bildung von Filarplasmodien. Bei *Chrysidiastrium* und *Chrysarachnion*, zwei eigentümlichen Chrysomonaden, stehen die amöbenähnlichen Individuen durch feine Rhizopodien miteinander in Verbindung (siehe PASCHER 1918). Auch bei *Volvox* sind die Zellen durch dünne Plasmastränge verbunden. Obwohl durch diese Fäden die lebende Kontinuität erhalten wird²⁾, sind jedoch zelluläre Einheiten vorhanden und nichts hindert, ein Filarplasmodium mit einem gekammerten Pflanzenindividuum zu vergleichen, wo die Zellwände durch Plasmodiesmen durchlöchert sind.

Terminologisches. Aus unserer Darstellung erhellt, daß es manchmal schwierig sein kann, zu entscheiden, ob ein Monoplast oder Symplast vorliegt, weshalb diese HANSTEINSchen Begriffe recht nichtssagend sind. Das Resultat einer geschlechtlichen Fusion

¹⁾ Betreffs der Chromatophoren kennt man jedoch Fälle von Fusion, so bei der Kopulation der Gameten von *Ulva lactuca* (SCHILLER, 1907) und *Chlorogonium euchlorum* (DANGEARD).

²⁾ Man vergleiche hierzu die Befunde von HAUPTFLEISCH (1897) über die Funktion der dünnen Verbindungsfäden in plasmolysierten Zellen.

wird Zygote (Zygoplast) genannt. Eine vollständige Fusion von vegetativen Zellen ist ein Syncytium mit freien oder verschmolzenen Kernen (mononuclear bzw. multinuclear). Syncytien sind die Milchröhren, die Riesenzellen in den Rübgallen usw. Nennen wir ferner ein Gebilde aus einander berührenden, aber nicht in ungehemmter plasmatischer Verbindung stehenden Zellen ein Zellaggregat, so veranschaulicht wohl der Ausdruck Zellunion am besten die gegenseitigen Beziehungen der Zellen in einem durch Plasmabrücken zusammenhängenden Zellsystem. A. MEYER (1920) benutzt das deutsche Wort „Selbling“.

Es erübrigt zu sagen, daß, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, Zellverbindungen entweder nachträglich entstehen bei den eigentlichen Fusionen oder aber als Überbleibsel eines anfänglichen Zusammenhanges, z. B. bei den quergeteilten Pilzhyphen, dastehen. Betreffs der Plasmodesmen dürften beide Entstehungsarten vorkommen (S. 133).

VII. Die morphologisch-physiologische Bedeutung und die möglichen Ursachen des zelligen Baues¹⁾

Ein wesentlicher physiologischer Unterschied zwischen der Zelle als freilebender Organismus und als Bauelement des Pflanzenkörpers besteht darin, daß sie im letzteren Fall einer Reihe von besonderen Bedingungen seitens der anderen Angehörigen des Zellverbandes ausgesetzt wird, die bei der freilebenden Zelle selbstverständlich fehlen. Hiermit ist auch eine gewisse Gebundenheit der Form und Größe verknüpft (Kap. 5). Mit steigender Inanspruchnahme der Zelle als elementares Glied eines Ganzen folgt notwendigerweise eine Spezialisierung der Funktion, die so weit gehen kann, daß das Leben geopfert wird, während das tote Wandgerüst fortfährt, seine Rolle als histologisches Element zu spielen. Auch wenn die Spezialisierung weniger verhängnisvoll fürs Zellenleben ausfällt, so büßt jedoch die Körperzelle mehr oder weniger die embryonalen Fähigkeiten ein, so daß sie entweder unfähig wird, sich nach Bedarf an Regenerationsvorgängen zu beteiligen oder wenigstens erst nach Rückdifferenzierung und Umschaltung des Stoffwechsels wieder an die umfassenderen Aufgaben der Embryonalzellen herantreten kann.

Vor die verschiedenartigen Formen der Elementarorgane des fertigen Organismus gestellt, war man früher bei der Unkenntnis der Entwicklungsgeschichte geneigt, mehrere histologische Elemente anzunehmen. Die weitere Forschung brachte jedoch an den Tag, daß die ursprünglich gleichen Gewebezellen manchmal höchst verwickelte Gestalts- und Strukturveränderungen erleiden, ehe sie ihre endgültige Beschaffenheit bekommen. Eine besonders wichtige Ergänzung des entwicklungsgeschichtlichen Studiums erbrachte in neuerer Zeit die experimentelle Anatomie und Morphologie, indem sie den verhüllten Embryonalcharakter, die Äquipotentialität der meisten lebenden Zellen des Individuums aufzeigte. Hierdurch wurde nämlich erstens die alte Lehre von der

¹⁾ Allgemeine Darstellungen über dieses häufig behandelte Thema findet man u. a. in folgenden Werken: H. SPENCER, 1876; SACHS, 1887; O. HERTWIG, 1909, S. 423 ff.; M. HEIDENHAIN, 1907; HABERLANDT, 1918, S. 43; E. WILSON, 1906, S. 388 ff.

„Spezifität der Körperzellen“ erschüttert¹⁾, eine Lehre, die als das letzte Überbleibsel der alten Vorstellungen über Elementarorgane betrachtet werden kann. Ferner illustrierten die experimentellen Erfahrungen aufs beste den Charakter der Zellen als elementare Organismen.

Schon durch BRÜCKE wurde das histologische Elementarorgan der älteren Anatomen ausdrücklich zu dem Rang eines Elementarorganismus erhoben. Seit SCHWANN (1839) wußte man, daß das Ei eine Zelle ist, und die Arbeiten HOFMEISTERS und späterer Forscher über die Embryonalentwicklung lehrten, daß jeder Organismus seinen Ursprung aus einer einzigen Zelle nimmt. Unter dem Einfluß der immer mächtiger angehäuften Tatsachen reifte die Vorstellung heran, daß jede Embryonalzelle und auch fast jede noch lebende „fertige“ Zelle eine kleine Portion des vollständigen Artplasmas enthält. Die deskriptive und experimentelle Cytologie zeigte weiterhin, daß zu einer vollwertigen Zelle außer Cytoplasma notwendig ein Kern gehört. Nicht wesentlich war dagegen nach den Darlegungen von AL. BRAUN, SCHULTZE u. a. die Zellwand. Sie wurde als ein Produkt der speziellen Tätigkeit des Protoplasten erkannt und der Pflanzenkörper wurde demgemäß als ein aus der vereinigten Wirksamkeit vieler Protoplasten erzeugtes Gerüstwerk von Zellhäuten aufgefaßt.

War aber das Protoplasma einmal so entschieden in den Vordergrund des Interesses gerückt, so mußten auch die Ansichten über die Gewebe eine Wandlung erfahren. Indem ich betreffs der älteren Vorstellungen über die Gewebestruktur auf die historische Darstellung im ersten Abschnitt verweise, will ich hier nur bemerken, daß die Anatomen zu Anfang des neunzehnten Jahrhunderts die Pflanzenkörper hauptsächlich als ein Aggregat von Elementarorganen auffaßten. Mit dem Durchbruch der Protoplasmatheorie veränderte sich die Betrachtungsweise völlig. Mehrere namhafte Botaniker, wie HOFMEISTER, SACHS, RUSSOW und DE BARY machten sich zum Vertreter der Ansicht, daß der Organismus eine sehr vergrößerte, durch zahlreiche Wände gekammerte Zelle darstellt, oder wie es DE BARY kurz ausdrückt: Die Pflanze bildet Zellen, nicht die Zelle bildet die Pflanze²⁾.

Vom Standpunkt der Protoplasmatheorie aus ist ein wesentlicher Unterschied zwischen einer *Caulerpa* und einer vielzelligen Pflanze nicht vorhanden. Bezeichnend für die apriorische Natur dieser Betrachtungsweise ist es, daß sie vor der Entdeckung der Plasmodesmen entstand. Nachdem diese im Jahre 1879 entdeckt waren, wurden sie, wie im vorigen Kapitel geschildert, natürlich auch z. B. von RUSSOW für die Protoplasmatheorie ins Feld geführt. Mittlerweile hatte sich aber, namentlich unter dem Einfluß der zur selben Zeit ihren Aufschwung nehmenden Cytologie, eine Reaktion zugunsten der Zellentheorie geltend gemacht.

Schon SACHS hebt in seinen Vorlesungen hervor, daß man nur den Ausgangspunkt zu wechseln braucht, um zu erkennen, daß die vorher als untergeordnete Teile einer vielzelligen Pflanze betrachteten Zellen jetzt als selbständige, elementare Organismen erscheinen. Diese

¹⁾ Vgl. hierüber z. B. O. HERTWIG, 1909, S. 489 ff.

²⁾ DE BARY, 1879, S. 222; HOFMEISTER, 1867; SACHS, 1887, VI u. XXIV; WHITMAN, 1893; RAUBER, 1883. Vgl. auch S. 52.

ausgesprochen cytologische Betrachtungsweise schuf durch Abstraktion den Begriff einer „Normalzelle“, die einkernig ist und deren Größe durch die Kernplasmarelation in Schranken gehalten wird. Die vielkernigen Riesenzellen, wie die Milchröhren und Embryosäcke höherer Pflanzen, der Siphoneen- und Phycomycetenthallus, erscheinen vom Standpunkt der Zellenlehre als Spezialfälle, wo die sonst mit der Kernteilung korrelativ verknüpfte Zellteilung aufgeschoben wird oder ganz ausbleibt. In der Tat werden bei der Bildung der Fortpflanzungsorgane bzw. Sporen der Siphoneen abgrenzende Wände angelegt und die nachträgliche Kammerung einer homogenen Plasmamasse tritt besonders schlagend bei den Myxomyceten hervor. Wenn wir dem alten Sprachgebrauch folgend unter Zelle jede ungeteilte nach außen deutlich abgegrenzte Plasmamasse verstehen (Kap. 1), und folglich von einkernigen und mehrkernigen, wie auch von kernlosen Zellen sprechen, so bildet doch die einkernige den Normaltypus. Sie ist das Minimum, die Teilbarkeit geht für gewöhnlich nicht weiter, jedenfalls nicht ohne Einbuße der idioplastischen Vollständigkeit.

Für die Konstruktion der zelligen Pflanzen ist die phylogenetische Ausbildung der einkernigen Zelle als Bausteintypus offenbar von allergrößter Wichtigkeit gewesen¹⁾. Und da die Zellgröße im ganzen Pflanzenreich überhaupt nicht sehr schwankt, wird die Einheitlichkeit des Bauplanes gewahrt. Daß die Normierung einer gewissen Zellgröße auch für die Funktionen entscheidende Bedeutung hatte, leuchtet ohne weiteres ein. Wir brauchen nur an die oft betonte Tatsache zu denken, daß der Stoffverkehr der Zelle mit der Außenwelt in einem bestimmten Verhältnis zur Größe stehen muß, da ja bei Vergrößerung des Volumens ein Mißverhältnis zwischen Inhalt und Oberfläche zutage tritt, das schließlich zum Einstellen der Lebensfunktion führen muß. Die massigen Myxomycetenplasmadien sind in einer Fläche ausgebreitet und für Oberflächenvergrößerung wird zudem durch Pseudopodienbildung gesorgt. Die große *Caulerpa*- oder *Valonia*-Zelle, bei der ja eine innere Durchlüftung ausgeschlossen ist, hat ihren Protoplasmaschlauch auf einen sehr dünnen Wandbeleg reduziert, während das Zelleninnere von dem nichtlebenden Zellsaft eingenommen wird. Viel günstiger aber sind die aus Zellen von Normalgröße aufgebauten Pflanzen gestellt, weil ja durch Interzellularen für einen hinreichenden Gasaustausch gesorgt wird, während die Flächen, an denen die Zellen in Kontakt bleiben, hinreichend groß für eine ausgiebige Leitung gelöster Stoffe sind. Sehr häufig hat man auch auf die Bedeutung der zelligen Struktur für die Arbeitsteilung und hiermit die innere Ausdifferenzierung hingewiesen²⁾. Ferner bietet die dichte Kammerung der lebenden Substanz durch zusammenhängende Wände die beste Unterlage für die Ausbildung eines mechanischen Gerüstwerks, obwohl diese Forderung wohl auch in anderer Weise gelöst sein könnte. Die Abgrenzung von idioplastischen Einheiten hat wohl auch für die Regenerationsvorgänge Bedeutung. Daß die Sexualvorgänge nach der Ausbildung einkerniger Sexualzellen hinstreben, lehrt ein Blick auf die Phylogenie derselben (vgl. S. 144).

¹⁾ Vgl. die Ausführungen bei SACHS, Physiologische Notizen V, 1893.

²⁾ Lit.: MILNE EDWARDS, 1857; BRONN, 1858, S. 161; HAECKEL, 1866, S. 349; H. SPENCER, 1876: vgl. auch O. HERTWIG, 1909, S. 476 ff.

Wenn wir von der Zelle als Baustein der Gewebe sprechen, wird natürlich nichts dergleichen wie beim menschlichen Hausbau gemeint, denn erstens werden die ursprünglich gleichen Embryonalzellen während der Ontogenie selber so umgebaut, daß sie als neue histologische Elemente erscheinen, zweitens ist der Organismus, wie die Bildung von mehrkernigen Riesenzellen (Milchröhren, Embryosäcke usw.) lehren, nicht notwendig an ein im voraus bestimmtes Baumaterial gebunden. Wir dürfen deshalb nicht sagen, daß die Natur der höheren Pflanzen eine Folge der phylogenetischen Ausbildung der Zellnorm sei, sondern Zelltypus und Körpertypus dürfte aus einem Guß, durch gegenseitige Anpassung, entstanden sein, und wenn es nicht gepaßt hat, ging die Entwicklung über das sonst überaus zweckmäßige Einkernigkeitschema hinaus.

Ferner geht ja die Entwicklung nicht auf die Weise vor sich, daß Zelle zu Zelle gefügt wird, wie wenn man ein Haus aufmauert, sondern die Organe werden scheinbar ohne jede Rücksicht auf irgend welche Elementarform der Zellen gestaltet. In der Tat läßt sich kein Fall aufweisen, wo die Zellform die Körperform bestimmt hätte; eine selbst-eigene Form der Gewebezellen gibt es nicht, sondern die jeweilig angenommene Gestalt scheint ganz im Dienst der Funktion ausgebildet zu sein¹⁾. Selbstverständlich gibt es auch innere gestaltende Kräfte und man wußte schon vor einem Jahrhundert die bekannte Grundform der Parenchymzellen mechanisch zu erklären; aber diese Form wird schon im Grundgewebe vielfach verlassen, um den für Stoffleitung, Assimilation usw. geeigneteren Typen zu weichen. Daß die Organbildung sehr unabhängig von der Zellbildung erfolgen kann, zeigen ja aufs deutlichste die Siphoneen, namentlich die reich gegliederte *Caulerpa*. Die Gestalt der Milchröhren usw. ist ja auch nur eine vom Protoplasma aus reduzierte Ausmodellierung der Zelloberfläche.

Wenn wir uns also vorstellen dürfen, daß die Organbildung Sache des Gesamtplasmas ist, so wäre es aber anderseits verfehlt, die relative Selbständigkeit der Zellen in höheren Pflanzen zu verkennen, die namentlich bei der Phase der inneren Ausbildung der Organe zum Ausdruck kommt. Wie in der menschlichen Gesellschaft, so wird in der „Zellenrepublik“ (der Ausdruck stammt von HAECKEL) Vorzügliches nur dann geleistet, wenn die Individuen den höchsten Grad von selbstständiger Tätigkeit entwickeln, ohne jemals die Fühlung mit dem Ganzen zu verlieren. Selbstverständlich kann man hieraus nicht den Schluß ziehen, daß die „Normalzelle“ eine desto höhere Bedeutung erreicht, je höher die phylogenetische Entwicklung steigt. Denn es ließe sich wohl auch noch eine Entwicklung denken, die sich bisher ungesehener Mittel zur gleichzeitigen Beförderung der Einheitlichkeit und Arbeitsteilung bediente. Die Protisten lehren übrigens schon einen Weg der Entwicklung kennen, der die zelluläre Aufteilung ganz umgeht und man weiß ja nicht, ob nicht die Arbeitsteilung in der Zelle noch höher als z. B. bei den Infusorien getrieben werden könnte. Tatsächlich scheinen die höheren Pflanzen noch nicht die Möglichkeit einer weitgehenden intrazellulären Differenzierung ausgenutzt zu haben. Jedoch ist es mißlich, hierüber zu reden, da wir derzeit nichts über die Ultrastruktur

¹⁾ Vgl. hierzu SACHS, 1887, XXIV und die S. 150 zitierte Literatur.

wissen: bedeutende funktionelle Komplikation braucht ja nicht notwendigerweise Hand in Hand mit komplizierter mikroskopischer Struktur zu gehen.

Wenn wir also nicht umhin können, dem zelligen Bau eine integrierende Bedeutung für die uns bekannte Organismenwelt beizulegen, so hat selbstverständlich die Plasmatheorie Recht, wenn sie darauf hinweist, daß die morphologischen Zellenterritorien keine Beweise dafür abgeben, daß auch die Gesamtfunktion eines Organs aus entsprechenden Teilfunktionen zusammengesetzt wird, sondern das Plasma dürfte vielfach namentlich reizphysiologisch als Ganzes reagieren. Dies ist wenigstens ein Gesichtspunkt, der einer experimentellen Prüfung zugänglich sein dürfte. Wir kommen wohl den tatsächlichen Verhältnissen am nächsten, wenn wir sagen, daß mit dem zelligen Bau keine generelle Regeln für die physiologische Arbeitsteilung vorgeschrieben sind, ebenso wenig wie er, wie wir eben sahen, ein immer befolgtes morphologisches Konstruktionsprinzip der höheren Organismen vorstellt.

Machen wir dieses wichtige Zugeständnis zugunsten der Plasmatheorie, so müssen wir anderseits diese Theorie in der extremen Fassung, wie sie ihr z. B. neulich HEIDENHAIN gab, ablehnen¹⁾. HEIDENHAIN polemisiert ohne zureichenden Grund gegen den altbewährten Zellenbegriff und will statt dessen die ganz hypothetische Vorstellung von einer Elementarstruktur der lebenden Substanz setzen. Seine Theorie läßt einen vor der wichtigen Frage im Stich, wie es doch kommt, daß eben einkernige Zellen der normale Erscheinungstypus der lebenden Substanz sind und daß dieselben das biologische Teilungsminimum vorstellen. Dies läßt sich nur unter Hinweis auf eine Reihe physiologischer Momente einigermaßen begreifen. Ich sage einigermaßen, weil wir derzeit nichts sicheres über die kausalen Ursachen anzugeben wissen, die dieses lebende Element hervorbrachten und es erhalten.

Wie oben dargestellt, sind es hauptsächlich mehr teleologische Gesichtspunkte, die sich zum Verständnis der zelligen Struktur beibringen lassen. Im Hinblick auf den Stoffwechsel, die Fortpflanzung, Regeneration, Arbeitsteilung im fertigen Individuum usw. schien die Aufteilung der lebenden Substanz in einkernige Zellen durchaus zweckmäßig zu sein. Als auf den Anfang einer Kausalerklärung mag auf die rein physikalische Unmöglichkeit hingewiesen sein, daß größere Plasmamassen durch Oberflächenspannung zusammengehalten würden. Übergroße Kerne neigen auch zur Fragmentation und so mag schon hierin ein Regulator des Zellenwachstums gegeben sein. Würden die Zellen und Kerne makroskopische Durchschnittswerte erreichen, so wäre dies sicher nur bei erheblich festerer Konsistenz, bzw. mit Hilfe eines besonderen intrazellulären Skeletts möglich. Da nun innere Verschiebbarkeit der Teile ein Charakteristikum des Plasmas ist, so wird durchgehende Kleinheit der Zellen also physikalisch gut verständlich. Während sehr kleine Zellen häufig vorkommen (man denke an die Bakterien), so sind sehr große Zellen selten, und enthalten im letzteren Fall, wie die *Siphonoeen*, *Valonia* u. a., sehr viel Zellsaft. Die typische Einkernigkeit der Gewebezelle ist als eine Folge des faktischen Einflusses,

¹⁾ M. HEIDENHAIN. 1907. S. 82 ff.

den der Kern auf die Zellteilung und die Hautbildung ausübt, zu betrachten. Bei vielen niedrigeren Pflanzen (Siphoneen, Phycomyceten, *Cladophora* u. a.) fehlt dieser Konnex und er bleibt auch in gewissen Entwicklungszuständen der höheren Pflanzen aus; folgt aber im letzteren Fall auf die Mehrkernigkeit ein Stadium sekundärer Zellbildung, so pflegt diese zu einkernigen Zellen zu führen. Freilich bleiben im Endosperm, in den Milchröhren, Bastfasern usw., wo solches nachträgliches Ausscheiden von Wänden stattzufinden pflegt, einzelne Zellen oft noch mehrkernig, was anzudeuten scheint, daß die Einkernigkeit am sichersten beim gewöhnlichen Teilungsschema gewahrt wird. Mit der typischen Einkernigkeit ist übrigens eine möglichste Einfachheit des Teilungsmechanismus erzielt. Überhaupt tendiert ja die phylogenetische Entwicklung dahin, die Zahl der notwendigen Zellorgane möglichst einzuschränken. Etwas dem Nebenkern der Infusorien und Amöben oder dem komplizierten Centrosom der Diatomeen, der *Euglena* usw. entsprechendes gibt es bei höheren Tieren und Pflanzen nicht.

Es erübrigt, die Bemerkung zu machen, daß, wenn wir die Gewebezellen Elementarorganismen nennen, hiermit selbstverständlich nicht gemeint wird, daß sie auch, wie die Einzelligen oder die Glieder von Zellaggregaten, ohne weiteres ein isoliertes, selbständiges Leben führen könnten. In Ansehung der Schwierigkeit, isolierte Zellen höherer Pflanzen zur Entwicklung zu bringen, soll man wohl annehmen, daß dieselben so an den Empfang komplizierter Reize und anderweitiger Beeinflussungen seitens lebender Nachbarn angepaßt sind, daß sie allein nicht auskommen. Es ist also gut möglich, daß bei höheren Pflanzen, wo ja auch das Ei wie ein Parasit lebt und der Pollenschlauch als Pflänzchen zu betrachten ist, das praktische Minimum ein Zellkörper von gewisser Größe sei, obgleich die künftige Forschung wohl hier, ebenso wie betreffs des unbefruchteten tierischen Eies, die entwicklungsanregenden Bedingungen auch künstlich herstellen könnte. Wahrscheinlich muß die Zelle auch bestimmte Stoffe (Reize) seitens mehr fertiger Teile empfangen, so daß ein Gewebeklumpen aus lauter Embryonalzellen ziemlich hilflos wäre. Die „Elementarorganismen“ der zelligen Pflanzen führen also, obwohl sie idioplastisch individualisiert sind, ein abhängiges Leben. Sie sind symbiotischen Organismen zu vergleichen. Demgemäß antwortet die Zelle eines mehrzelligen Organismus auf Entwicklungsreize für gewöhnlich durch Teilung; erst in dem so entstandenen Komplex findet hiernach ontogenetische Differenzierung statt.

VIII. Die Anordnung der Zellwände in den Geweben

Bei der Besprechung der Zellform in Kap. V wurde betont, daß diese in den Geweben für gewöhnlich einfacher ausfällt als bei freilebenden Zellen. Zellen mit verwickelter Gestalt findet man vornehmlich an der Oberfläche, wo sie freien Raum für ihr Wachstum finden, aber solche kommen auch in den Geweben als „Idioblasten“ vor. Ein zusammenhängendes System bilden diese Idioblasten nicht, ihr Merkmal ist eben eine weitgetriebene Individualität der Zelle. Die Zelle als elementarer Teil eines Gewebes unterliegt dagegen den Einschränkungen in der äußeren Formbildung, die sich notwendigerweise aus dem Zu-

sammenhang mit ihresgleichen ergeben. Dies gilt selbstverständlich besonders bei lückenlosen Geweben, wo jede Wandkontur zwei Zellen angehört. Eine bestimmte Gewebestruktur wird hier erst beim übereinstimmenden Verhalten aller Teile möglich, so z. B. beim welligen Verlauf der Tangentialwände in der Epidermis. Betreffs der inneren Wandkontur gibt es natürlich keine derartigen Restriktionen. Die erheblichen Wandauswüchse in den Armpallisaden der *Pinus*-Nadeln werden nur gegen den inneren Zelldruck ausgebildet. In interzellularenreichen Geweben, wie

dem Blattmesophyll, gewissen lockeren Mark- und Rindengeweben, ist zwar Raum genug für individuelle Expansion, hier zeigt sich aber dennoch vielfach verhältnismäßig große Regelmäßigkeit (z. B. Sternparenchym des *Juncus*-Schaftes) was lehrt, daß die Zellen doch in das Ganze integriert bleiben.

Die Anordnung der Zellwände, d. h. die Konfiguration dieser lockeren Gewebe, haben wir hier nicht zu behandeln, da sie der speziellen Anatomie angehört und allgemeine Regeln hier keine Geltung haben, abgesehen von dem immer vorhandenen Abrundungsbestreben freier Zellflächen.

Dagegen müssen wir die Anordnung des Zellennetzes in dichten, namentlich parenchy-

matischen Geweben einer näheren Betrachtung unterziehen, da hierbei gewisse für die Gestaltungsvorgänge der lebenden Substanz überhaupt maßgebende Faktoren tätig sind.

Durch Abstraktion aus den fast zahllosen in der Literatur sich vorfindenden Abbildungen über Zellgewebe gewann SACHS sein bekanntes Prinzip der rechtwinkligen Randwinkel. Aus diesem Prinzip, zusammen mit der Regel, daß bei der Teilung gewöhnlich eine Halbierung der Mutterzellen stattfindet, glaubte er die tatsächliche Anordnung der Wände in den embryonalen Teilen ableiten zu können¹⁾.

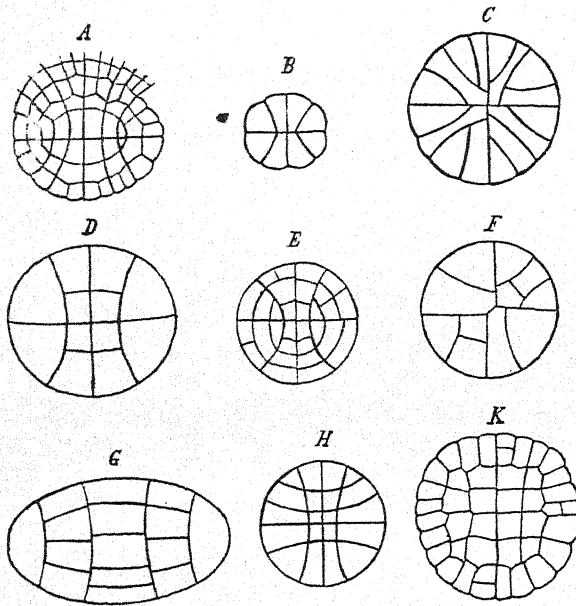


Fig. 82. A Keimscheibe von *Melobesia Lejolisii* nach ROSANOFF. B und C Scheitelansicht eines Haarköpfchens von *Pinguicula vulgaris*. D Querschnitt des Vegetationskegels von *Salvinia* nach PRINGSHEIM. E Dasselbe von *Azolla* nach STRASBURGER. F Wurzelkappe von *Equisetum* nach NÄGELI und LEITGEB. G Querschnitt eines Blattnerven von *Trichomanes* nach PRANTL. H und K Querschnitte durch verschiedene alte Sporogonien von *Andraea* nach KÜHN. Aus SACHS 1882.

¹⁾ SACHS, 1878—1879, S. 46 u. 185; 1887, S. 426 ff. Auch Phys. Notizen 1898, S. 8 ff.

Ein Blick auf die von SACHS mitgeteilten Figuren, von denen einige hier reproduziert werden, lehrt, daß sein Prinzip der rechtwinkligen Schneidung vieles für sich hat. SACHS zeigt, daß die Periklinen und Antiklinen vielfach orthogonale Trajektorien sind. Dies ist z. B. der Fall in dem fächerförmig ausgebreiteten Tallus von *Melobesia Lejolisii* (Fig. 83) und dem Stammquerschnitt von *Casuarina equisetifolia*¹⁾, ferner in vielen Vegetationspunkten, wo die Periklinen und Antiklinen zwei Systeme konfokaler Parabeln bilden (Fig. 84)²⁾. Bei Gewebekörpern mit elliptischem Durchschnitt erscheinen sie oft als ein System von konfokalen Ellipsen, das ein System konfokaler Hyperbeln schneidet (z. B. Keimscheibe von *Melobesia*, Holzkörperquerschnitt von *Aristolochia Sipho* und andere³⁾; Fig. 82).

Das Prinzip der rechtwinkligen Schneidung ist kein ausnahmsloses Gesetz, nur eine für viele Fälle zutreffende Regel. Ausnahmen bilden z. B. die Sporen- oder Pollentetraden⁴⁾, die Wände im jungen Endosperm usw. (STRASBURGER 1880). Auch die Regel von der gleichen Masse der Tochterzellen erleidet viele Ausnahmen, z. B. in den Scheitel-

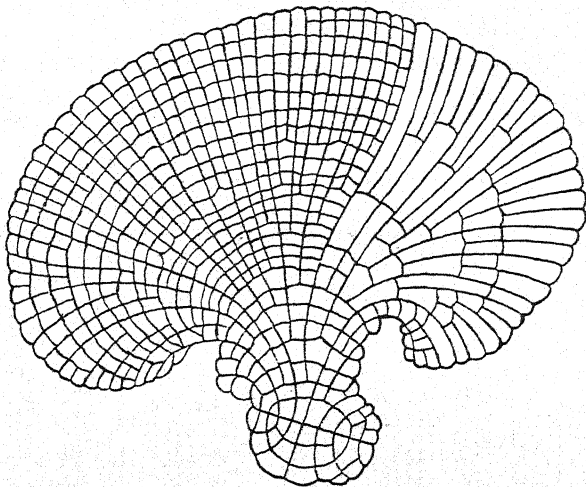


Fig. 83. Thallus von *Melobesia Lejolisii* noch ROSANOFF. An der ursprünglich elliptischen Keimscheibe (vgl. Fig. 82 A) ist nur ein Teil des Umfangs weiter gewachsen und dann seitlich überwält. In dem Lappen rechts sind zahlreiche Periklinen weggelassen. Aus SACHS 1882.

zellen gewisser Algen, Farne, Schachtelhalme usw. Während man über die Ursachen einer inäqualen Zellteilung nichts anzugeben weiß, wies hinsichtlich der Anordnung der Wände BERTHOLD u. a. darauf hin, daß das von PLATEAU (1873) für Seifenschäume aufgestellte Gesetz der kleinsten Flächen eine weitgehende Gültigkeit zu haben scheint.

Tatsächlich ist die Ähnlichkeit zwischen Zellgewebe und Seifenschaum oft auffallend, und eine eingehende Analyse findet für sehr viele besondere Fälle das PLATEAUSCHE Gesetz der Minimalflächen befolgt⁵⁾. So erklärt sich aus dem Prinzip der Minimalflächen als ein häufig eintreffender Spezialfall die rechtwinkelige Schneidung (BERTHOLD 1886, S. 252 ff.) Als besondere Prüfsteine des Prinzips sei an die häufig beobachteten Wandbrechungen im Gewebe erinnert. Wie LAMARLE zeigte, fordert das Prinzip der Minimalflächen, daß längs einer gemein-

¹⁾ SACHS, 1879, S. 193, Fig. 4.

²⁾ SACHS, 1878, Taf. IV.

³⁾ SACHS, 1878, S. 68, Fig. 2, 3; S. 192, Fig. 3.

⁴⁾ SACHS, 1887, S. 429.

⁵⁾ BERTHOLD, 1886, S. 219 ff.; ERRERA, 1886, a und b; E. DE WILDEMAN, 1893.

samen Kante nie mehr als drei Lamellen zusammentreffen. Wenn im Zellgewebe gelegentlich mehr, z. B. vier Wände zusammentreffen, entsteht in der Regel eine Verschiebung und es tritt ein Zwischenstück auf, wie Fig. 82 F zeigt¹⁾. Der Randwinkel im Seifenschaum ist 120° , und dieser wird auch vielfach im Pflanzengewebe eingehalten. Bezeichnend ist es, wie BERTHOLD (1886, Taf. VI, Fig. 5, 6) hervorgehoben hat, daß bei sonst sehr wechselndem Wandverlauf an den Ecken die Membranen häufig durch Wölbung und Krümmung den genannten Winkel erreichen (Fig. 85). Unter sonstigen bemerkenswerten Übereinstimmungen mit den Verhältnissen im Seifenschaum sei daran erinnert, daß, wenn zwei ungleich große Zellen aneinander grenzen, die Trennungswand in die größere Zelle vorgewölbt zu sein pflegt.

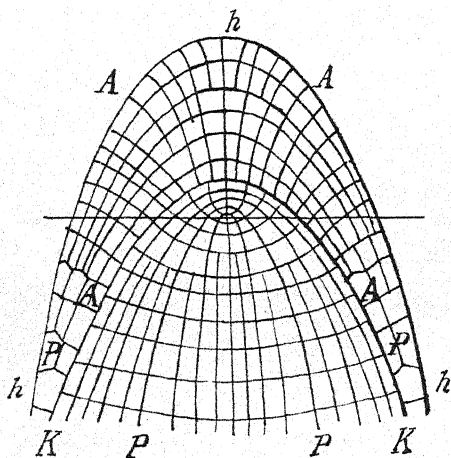


Fig. 84. Schema eines Wurzelvegetationspunktes. Nach SACHS.

geordnet. Daß diesem Bestreben durch die besondere Gestaltungsfähigkeit vielfach entgegengewirkt wird, braucht keine nähere Auseinandersetzung. Übrigens könnte ja die Anlage der Wand anderen Gesetzen folgen als ihre spätere Lage. Die Zellsymmetrie, die sich in der Lage der Tochterkerne abspiegelt, entscheidet über die Richtung der succedan ausgeschiedenen Trennungswand, und die für die Symmetrie maßgebenden Faktoren sind sicher viel komplizierter als reine Oberflächenspannungserscheinungen. Übrigens lassen sich experimentell in erstarrtem Paraffin, in inhomogenen Flüssigkeiten, durch Diffusion in Gelen usw. Netzstrukturen erzielen, die viele Abweichungen von dem PLATEAU-Gesetz verraten oder mit diesem überhaupt nichts gemeinsam haben²⁾. Schon das Feld der physikalischen Analogien ist also noch nicht erschöpft.

Daß im Embryonalgewebe die Anordnung der Wände bisweilen gar nicht nach Minimalflächen geht, lehrt z. B. das Verhalten der

Die weitgehende Geltung des PLATEAUSchen Gesetzes beweist selbstverständlich nicht, daß die Zellwände bei der Anlage wie Flüssigkeitslamellen beschaffen sind. Minimalflächen entstehen auch, wenn elastisch gespannte feste Häute aufeinander drücken³⁾. Die Parenchymzellen sind ja osmotisch gespannt und gleitfähig, suchen sich deshalb physikalisch mit möglichst kleiner Oberfläche zu gestalten. Das durch verflochtene und gegeneinander gepreßte Hyphen entstandene „Pseudoparenchym“ ist ja ein direkter Beweis für diese „Drucktheorie“: Auch hier sind die Wände nach dem Prinzip der kleinsten Flächen angeordnet.

¹⁾ Vgl. die Abb. bei SACHS, 1887, S. 428, 439.

²⁾ Vgl. GIESENHAGEN, 1905, 1909. Es sei hier auch an ROUX' „Entwicklungsmodell“ mit den Brotkugeln erinnert (ROUX 1912, S. 130).

³⁾ Vgl. W. MAGNUS, 1913; KÜSTER, 1913.

Kambiumzellen. Auch Diatomeen und andere Protisten teilen sich häufig der Länge nach. Wenn der Organismus besondere Zwecke verfolgt, legt er die Zellwände auf eine Art, die wir derzeit nicht physikalisch erklären können. Hier wie immer findet man, daß die lebende Substanz sich der einfachen physikalischen Gesetze weitgehend bedient, aber nicht von ihnen durchweg beherrscht wird. Zu erinnern wäre hier auch an die schiefgestellten Wände in dem Moosprotonema und den Lebermoosrhizoiden. Man darf selbstverständlich annehmen, daß in diesen Fällen eine besondere Anordnung im Plasma vorausgeht; die Stellung der Kerne, die u.a. chemotaktisch beeinflusst wird, spricht wohl in den Fällen von inäqualer oder Längsteilung das entscheidende Wort. Auch bei der Korkbildung werden durchgehend Längswände angelegt. Überhaupt weicht die Anordnung der Wände in den sekundären Meristemen beträchtlich von der Struktur in Schäumen ab, während die Anlage der Wände in den Vegetationspunkten und in den Scheitelzellen der Kryptogamen dem Minimalgesetz besser zu folgen scheint¹⁾.

Auch im fertigen parenchymatischen Gewebe kann die Anordnung der Wände recht weitgehend die Schaumstruktur nachahmen, z. B. im „Grundgewebe“ des Stengels und der Wurzel, in Gefäßbündelscheiden, in Samenlappen, Endosperm usw. Ob hier die Oberflächenspannung der Plasmahäute oder die elastische Spannung der Zellhäute maßgebend ist, wissen wir nicht. Mit Kenntnis des innigen Zusammenhanges von Hautschicht und wachsender Zellwand wäre es denkbar, daß die erstere bei ihrem Bestreben, sich nach Minimalflächen zu gestalten, die Wand gleichsam umformt. Für die direkte Mitwirkung der Zellhautspannung spricht andererseits

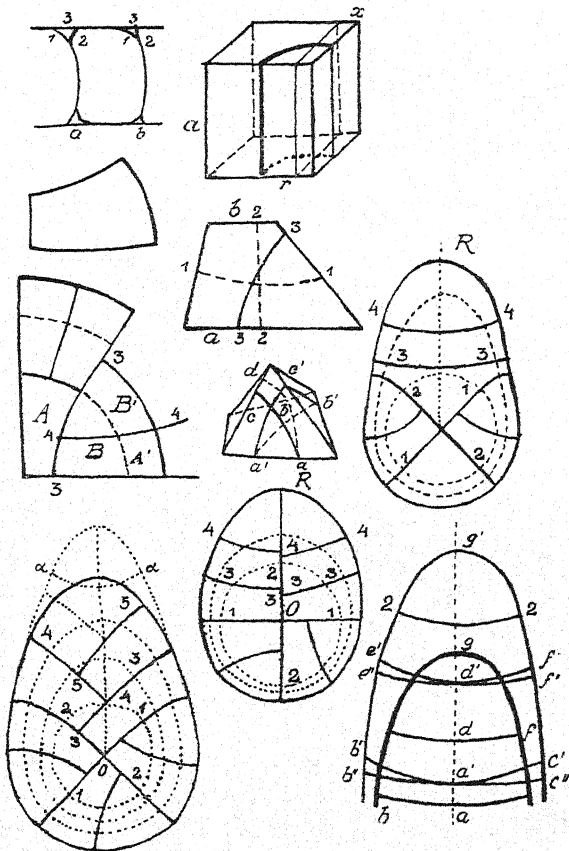


Fig. 85. Schemen verschiedener Wandrichtungen, die unter Zugrundelegung des Minimalflächengesetzes konstruiert wurden. Nach BERTHOLD 1886.

¹⁾ Siehe die ausführliche Analyse bei BERTHOLD, 1886.

das reichliche Vorkommen gleitenden Wachstums. Da die Wände übereinander gleiten können, strebt natürlich jede Zelle, auf Grund ihres Turgors, nach kleinster Oberfläche. Daß solche Verschiebungen vorkommen, lehren die häufig zu beobachtenden Wandbrechungen.

Das Gesetz der Minimalflächen findet auch Anwendung bei der Ausgestaltung der Interzellularräume, bei der Bildung von Sekretbehältern, von Eizellen in den Archegonien der Moose und Farne, Embryosäcken der Phanerogamen usw. Ein gleichförmiges Wachstum aller Zellen ist somit nicht nötig.

Auch bei örtlich differenziertem Wachstum der einzelnen Zellen kann jedoch das Minimalgesetz seine unbeschränkte Gültigkeit erhalten. So erlischt z. B. in vielen Parenchymen das Wachstum der Querwände früher als das der Längswände, woraus ein im Längsschnitt gestrecktes Zellennetz resultiert, trotzdem alle Wände den unter vorhandenen Umständen kleinsten Raum einzunehmen streben. Das Wachstum selbst arbeitet natürlich gegen die Wandspannung.

Die Tatsache des an verschiedenen Seiten der Zelle verschieden lange anhaltenden oder ausgiebigen Wachstums könnte wohl auch zur Erklärung der Wandrichtung beitragen. Zwar ist HOFMEISTERS Satz, daß die Teilungswand senkrecht auf der Richtung des intensivsten Wachstums stünde¹⁾, in seiner generellen Abfassung unrichtig, jedoch herrscht in vielen Fällen unverkennbar eine Korrelation zwischen Wachstumsrichtung und Wandrichtung, z. B. in Fadenalgen, in Wurzel- und Stammspitzen, im Korkkambium usw. Die kausale Unterlage dieser Korrelation bleibt freilich rätselhaft; man darf wohl annehmen, daß durch das differenzierte Wachstum die Verteilung im Plasma, bezw. die Lage der Tochterkerne beeinflusst wird. Nicht selten findet doch das eigentliche Wachstum erst nach der Teilung statt, z. B. bei der Anlage des Korkkambiums, bei der Sprossung aus der *Begoniablatt-epidermis* usw. Übrigens ist ja die häufige Korrelation zwischen Wachstumsrichtung und Teilungsrichtung ökologisch ohne weiteres begreiflich, und betreffs der Kausalverkettung dürfte jedenfalls soviel behauptet werden können, daß die Teilungsrichtung in keiner Weise bestimmend für das Wachstum wird. Soweit kann man sich unbedingt den Ausführungen von HOFMEISTER, SACHS und DE BARY anschließen, daß das Wachstum das Primäre, die Teilung dagegen das Sekundäre ist²⁾.

Dies lehrt schon die Betrachtung der Schlauchalgen und Phycomyceen. Auch bei *Cladophora* geht die Verzweigung der Wandbildung voran. Als Übergangsformen zwischen den Coeloblasten und zelligen Pflanzen sind die Sphacelariaceen interessant. Sie wachsen durch sehr große Scheitelzellen, die sich im unteren Teil fortdauernd durch Querwände fächern. Erst weiter abwärts werden fortwährend ohne Wachstum auch Längswände eingeschaltet. Bei eintretender Winterruhe füllen sich übrigens auch die Scheitelzellen von *Cladostephus* mit kleinzelligem Fachwerk³⁾. Auch die streng geometrische Fächerung der Scheitelzellen in Wurzeln und Sprossen höherer Kryptogamen kann man mit SACHS als ein successives Ausfüllen der immer fortwachsenden Zelle

¹⁾ HOFMEISTER, 1863, 1867, S. 125 ff.

²⁾ Vgl. hierüber und für das Folgende namentlich SACHS' in Anm. S. 156 erwähnte Arbeiten.

³⁾ PRINGSHEIM, 1873, Taf. III.

betrachten¹⁾. Der anatomische Unterschied zwischen Vegetationspunkten mit und ohne Scheitelzelle wird von diesem Standpunkt aus nebensächlich, und der entwicklungsmechanische Unterschied zwischen den Wurzeln der Farne mit ihren einzigen, der Marattiaceen mit ihren vielen Scheitelzellen und den vielen Konstruktionstypen der Phanerogamenwurzeln dürfte kein tiefergehender sein. Überhaupt wird uns das Verhalten der Meristeme anschaulicher, wenn wir sie als ganze wachsende Massen betrachten, die nach Maßgabe des Wachstums durch Wände gekammert werden. Der speziellen Konfiguration des Zellennetzes wird von diesem Standpunkt eine nur sekundäre Bedeutung zugelegt. Daß aber die hauptsächlichste Anordnung der Zellwände (Periklinen und Antiklinen) z. B. in der Wurzelspitze fast immer dieselbe ist, beruht auf der Korrelation zwischen Zellteilung und Wachstum. Aus diesem Grunde ist es möglich, aus der Konfiguration des Zellennetzes in einem Organ bis zu einem gewissen Grad Rückschlüsse auf die Wachstumsverteilung zu machen. Man denke an den *Melobesia*-Thallus (Fig. 82), an die Lindenrinde mit ihren erweiterten Markstrahlenenden, die Vegetationspunkte usw. Man soll jedoch hierbei Vorsicht üben, weil in älteren Geweben die ursprüngliche Anordnung der Zellen durch sekundäre Verschiebungen ganz gestört sein kann und auch schon im Urmeristem gleitendes Wachstum hinzukommt.

Der harmonische Verlauf der Wandsysteme in Vegetationspunkten und anderen embryonalen Teilen scheint auf eine ebenso harmonische Verteilung des Wachstums hinzuweisen. Der Übergang von dem Ort der intensivsten Neubildungsfähigkeit zu den Orten trägeren Wachstums ist ein allmählicher, kontinuierlicher. Dies wäre kaum begreiflich, wenn nicht die embryonale Substanz als ein Ganzes wächst. Die Anordnung der Zellwände folgt größtenteils passiv dem Wachstum.

Mit dem Eintritt der späteren Stadien der Organbildung wird aber die Sachlage geändert, indem nunmehr häufig ein ausgesprochenes Partialwachstum von Zellen und Zellgruppen in Erscheinung tritt, durch welches die ursprüngliche Konfiguration des Zellnetzes verändert oder gestört wird. So weichen bei der Bildung des Blattmesophylls, des *Juncus*-Markes usw. die Zellen durch differenziertes Wachstum partiell auseinander. Ein Beispiel von Umordnung der bisherigen Anordnung bilden die Samenknospen, wo der übermäßig wachsende Embryosack das Nucellusgewebe auseinanderdrängt. Ähnliches findet bei der Ausbildung von Sekrethöhlungen, Cystolithen- und Raphidenzellen, Gefäßen usw. statt.

Durch individuelles Wachstum der Zellen wird auch bei der Holz- und Bastbildung aus dem Kambium die in diesem Gewebe herrschende Wandanordnung gänzlich verändert. Da die prosenchymatischen Elemente, wie auch die Algenfäden, viele Haargebilde usw. Wachstumsgesetzen folgen, die keine Notiz von dem Prinzip der Minimalflächen zu nehmen scheinen, sondern eher mit den bei der Kristallbildung herrschenden Verhältnissen verglichen werden können, so bekommt hier vor allem das Längsschnittsbild ein von dem hauptsächlich nach dem Minimalflächenprinzip angeordneten Grundparenchym völlig verschiedenes Aussehen.

¹⁾ SACHS, 1878—1879, S. 88 ff., 196 ff.

Auf dem Querschnitt z. B. von Sklerenchymzellen und Siebteilen beobachtet man dagegen häufig die charakteristische sechseckige Gestalt der Wandkontur, während die Tracheiden des Holzes häufig einen mehr oder weniger rechteckigen Querschnitt haben. Inwieweit die gegenseitige Abplattung der verholzten Elemente auf dem Querschnittsbild, die einen lückenlosen Verband ermöglicht, durch mechanischen Druck entsteht, läßt sich nicht sagen. Auch ein autonom bedingtes Wachstum in ebenen Flächen wäre ja denkbar, wie dies z. B. bei gewissen Kristallzellen (ROTHERT 1902) und Haaren, ferner bei den Wandleisten im *Pinus*-parenchym usw. tatsächlich vorkommt. Auch die ringförmig vorwachsende Wand bei *Gladophora*, *Spirogyra*, Pilzhypen usw. ist an sich plan. Übrigens wissen wir nicht, ob die Flächengestalt der simultan ausgeschiedenen Trennungswand bei der gewöhnlichen Zellteilung in Geweben, durch Oberflächenspannungsverhältnisse bedingt wird oder ob die Zellulosemoleküle an sich etwa eine Art von Blättchenkristallen bilden. Jedenfalls läßt sich doch die ziemlich weitgehende Gültigkeit des Minimalflächengesetzes im jungen Parenchym nicht leugnen.

Zusammenfassung. Wie oben dargelegt, hat das Gesetz der kleinsten Flächen wahrscheinlich seinen Grund weniger in Oberflächenspannung der Plasmahäute als in der elastischen Spannung der festen Zellhäute, die zwar durch die Mittellamellen aneinander geklebt sind, jedoch nicht fester, als daß sie gleiten können. Bei der Anlage der Zellwände dürften dagegen Symmetrieverhältnisse im Plasma, obwohl in noch wenig bekannter Weise, mitspielen. Die Verhältnisse bei der primären Wandorientierung sind in der Tat so verwickelt, daß die Analogie mit dem Seifenschaum keine tiefere Einsicht gewährleistet. Bei dem Fertigstellen der Gewebe wird nun die primäre Wandanordnung z. T. erhalten, z. B. im Endosperm, in Farnprothallien, Laubmoosblättern, im Kork und anderen Geweben, die ein gleichförmiges Wachstum aufweisen. Die ursprüngliche Anordnung kann durch Verholzung usw. noch weiter konserviert werden, in den Steinzellen der Birnfrucht, in vielen harten Endospermen, in den Rindenzellen vieler Bäume usw. Zumeist tritt aber schon im Parenchym eine mehr oder weniger weitgehende Umordnung ein, teils durch verschieden starkes Wachstum in verschiedenen Richtungen, z. B. im Stamm und Wurzel bei der Streckung, teils durch ungleiche Vergrößerung der Zellen. Wegen der elastischen Spannung der Zellwand und der Möglichkeit gleitenden Wachstums, bekommt bei dieser Umordnung, wenn keine Verholzung oder spezifisches Formwachstum hinzutritt, das Minimalflächengesetz eine weitgehende Gültigkeit, obwohl hiermit natürlich nicht gesagt ist, daß die Zellen isodiametrisch werden. Auch im Holz und Sklerenchym liegen die Zellen auf dem Querschnitt einander mit geraden Flächen an. Die Besonderheit der Anordnung tritt erst in der Längsrichtung auf. Daß aneinanderliegende Zellwände nicht ziemlich plan sind, ist selten. Die auffallendste Ausnahme sind die Scheidewände vieler Epidermiszellen. Ob diese völlig entspannt sind, scheint nicht untersucht zu sein, ist jedoch wahrscheinlich.

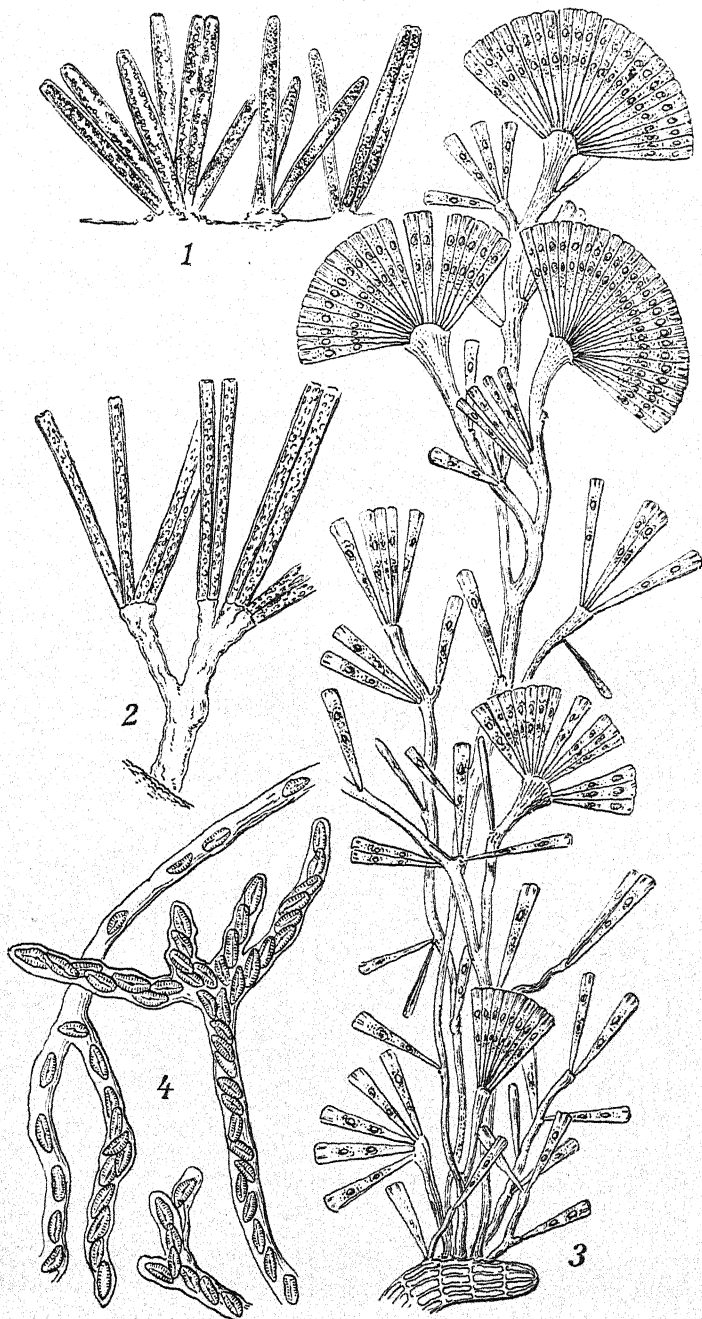


Fig. 86. Aggregate (Kolonien) von *Synedra*. Aus Bonner Lehrbuch.

IX. Typen der Zellverbände¹⁾.

Es bestehen gewisse Schwierigkeiten, die Zellverbände zu klassifizieren, da die Vereinigung der Zellen auf verschiedene Weise vor sich gehen kann und eine verschiedene physiologische Bedeutung hat. So können mit den Wänden festverbundene Zellen entweder ein ganz selbstständiges Leben führen, wie bei Nostocaceen, Konidienreihen usw. oder einen regen und zur Erhaltung wichtigen Stoffaustausch vollziehen, wie bei den Flechten die Gonidien und Hyphen, ohne daß rein anatomisch

ein Unterschied in der Verbindungsart zu entdecken wäre. Nur wenn Plasmafäden nachweisbar sind, kann man aus anatomischen Gründen auf einen engeren Verkehr schließen. Ein entscheidendes Urteil über den Grad der gegenseitigen Abhängigkeit der Zellen im Verbands kann zumeist nur das physiologische Experiment vermitteln.

Im folgenden wird eine kurze Schilderung der Haupttypen von Zellverbänden geliefert.

1. Aggregate und Kolonien. Von Zellaggregaten kann man in allen denjenigen Fällen reden, in denen nur eine mechanische Verbindung ohne jede ernährungsphysiologische Gemeinschaft vorliegt. So z. B. bei den Bakterienzoozölen, den Chroococcaceen, den Bacillarien u. a. Manchmal wird es schwierig sein, zu entscheiden, ob ein bloßes Aggregat oder eine Kolonie vorliegt. Mit einer Zellkolonie (Coenobium) wird hierbei eine Gemeinschaft von Einzelindividuen gemeint, bei der wenigstens die Andeutung einer Arbeitsteilung vorhanden ist. Kolonien sind z. B. die *Pediastrum*-Platten, denn die Randzellen besitzen eine Wandskulptur, die

Fig. 87. Verzweigter Schleimstiel einer Bacillariaceenkolonie.
Vergr. 120. Original.

den inneren Zellen abgeht. Desgleichen *Scenedesmus curvatus* mit seinen behörnten Endzellen, die Volvocaceen *Eudorina* und *Gonium*, wo die Individuen in bestimmter Weise orientiert sind und synchrone Geißelbewegungen ausführen. Übergangsformen zwischen Aggregaten und Kolonien bilden z. B. die Diatomacee *Synedra* mit ihren verzweigten Schleimstielen und fächerförmig angeordneten Individuen, viele Desmidiaceen-Kolonien, Flagellatenkolonien usw. Nur das Experiment kann in den Fällen, wo die Individuen eines Aggregates gleich sind, darüber entscheiden, ob irgendwelche Korrelationen zwischen ihnen herrschen.

Je mehr die Einzelzellen in ein Abhängigkeitsverhältnis zueinander geraten und in innigere Verbindung treten, um so mehr bekommt die Kolonie den Charakter eines zelligen Individuums. So sehen wir bei *Volvox* die Zellen durch Plasmaverbindungen verbunden und morphologisch

¹⁾ Vgl. GOEBEL (1913, S. 40 ff.), LOTSY (1904), OLTMANN (1904—1905).

wie physiologisch eine Einheit bilden, indem nur die äußeren Zellen Geißeln führen und eine Reizleitung, nach der genau geregelten Bewegung zu urteilen, vielleicht auch Nahrungstransport statt hat. Die Volvocacee *Platydorina* hat außer den, den einzelnen Zellen zugehörigen Gallerthüllen, auch eine die ganze Kolonie umschließende gemeinsame Hülle.

Eine Sonderstellung nehmen die durch Verschmelzung von nackten Zellen entstandenen Plasmodien ein. Als Übergänge zwischen einem nur partiellen Zusammenhang durch Fäden (Filarplasmodien) und der völligen Verschmelzung in den Fusionsplasmodien, sind die Aggregatplasmodien zu betrachten. Während in den Aggregat- und noch mehr in den Filarplasmodien die Zellen als solche noch zu unterscheiden sind, also Kolonien darstellen, ist in den Fusionsplasmodien ihre Individualität völlig aufgehoben. Die morphologische Ausgestaltung und Gliederung eines Plasmodiums oder eines Coeloblasten gehört in eine Reihe mit der Arbeitsteilung in der einzelnen Zelle.

Eine scharfe Grenze zwischen den deutlich zelligen und den ein Kontinuum bildenden Plasmodium gibt es nicht. Denn auch in einer nichtzelligen Plasmamasse kann ja sogar bedeutende Arbeitsteilung stattfinden, wie die Coeloblasten lehren. Verschiedene Bezirke können sich hier mit großer Schärfe individualisieren, obwohl keine Wände vorhanden sind. In *Caulerpa* gibt es (s. JANSE 1889) drei mit verschiedenen Aufgaben begabte Plasmamodifikationen, das Wandplasma mit den Chromophoren, die dickeren Stränge und die Balken und die dünneren, im Saftstrom verteilten Stränge, die rege Strömung zeigen und wohl das „Transportplasma“ darstellen. Übrigens sei hier auf die häufig weitgehende Arbeitsteilung im Leib der Protisten, ferner an „Entmischungen“ bei der Keimung der Sporen von Chlorophyceen, Fucaceen, Equisetaeen usw. hingedeutet.

Interessante Koloniebildner sind unter den Plasmodien die von BREFELD (1884) untersuchten Arten *Polysphondylium violaceum* und *Dictyostelium mucoroides* (vgl. auch POTTS 1891). Die Myxamöben kriechen hier erst zur Bildung eines Fruchtkörpers zusammen. In dem Haufen tritt eine Arbeitsteilung ein, indem die Amöben durch Kriechbewegungen Stiel und Zweige eines Fruchtkörpers aufbauen, wobei sie, an die richtige Stelle gekommen, durch Wandbildung und Inhaltsveränderung dem Fruchtkörper einen gewöhnlichen zelligen Bau verleihen. Alle nicht zur Stielbildung verwendeten emporgekrochenen Amöben werden zu Sporen.

Zelligkeit ist also keine Vorbedingung einer weitgehenden Arbeitsteilung. Nur ist natürlich, z. B. bei den Coeloblasten, entsprechende Zähflüssigkeit und begrenzte Mischbarkeit der „Plasmamodifikationen“ erforderlich. Arbeitsteilung in einer kontinuierlichen Plasmamasse stellt immer hohe Ansprüche an die physikalische Organisation, die ja auch

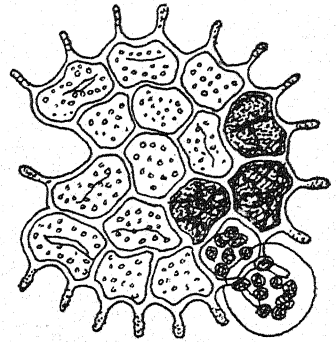


Fig. 88. *Pediasium granulatum*. Eine alte, durch Sporenbildung beinahe entleerte, plattenförmige Kolonie. Vergr. 800. Nach AL. VON BRAUN 1851.

bei den Tieren sehr kompliziert ist. Die Pflanzen haben durch ihren durchgehenden zelligen Bau, abgesehen von den „Experimenten der Natur“, die die Coeloblasten vorstellen, einen einfacheren Weg eingeschlagen, wobei die einzelnen Protoplasten ihre Leichtflüssigkeit und einfache Organisation erhalten haben.

Daß bei der Anwesenheit mehr oder weniger zahlreicher und dicker Plasmaverbindungen der Unterschied zwischen Zellenverband und Coeloblast verringert wird und zuletzt nur entwicklungsgeschichtlich hervortreten kann, wurde im Vorhergehenden schon mehrfach erwähnt.

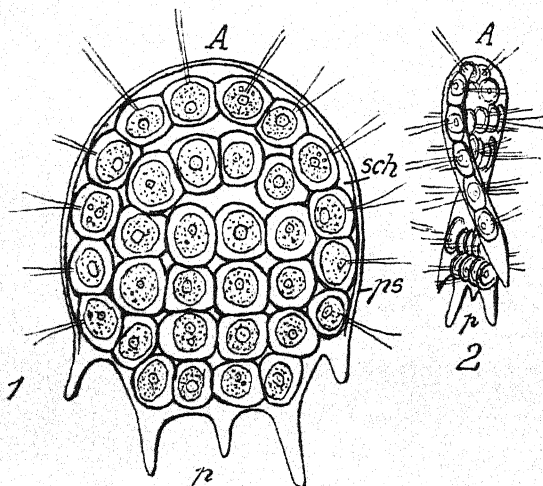


Fig. 89. *Platydorina*. 1 von der Fläche, 2 von der Kante gesehen. A Vorder-, p Hinterende. sch Wand der Einzelzellen. ps gemeinsame Gallerthülle. Nach KOFOID aus OLTMANN'S 1904.

2. Zellige Individuen. Wenn die verbundenen Zellen in ein gemeinsames Bauschema aufgehen und in einem Körper vereinigt zusammen einen Lebenszyklus durchmachen, spricht man von einem zelligen Individuum. Als einzellige Pflanzen sind streng genommen nur diejenigen zu betrachten, bei welchen der ganze Lebenszyklus in einer Zelle sich vollständig abspielt, z. B. Bakterien, Bacillarien, Flagellaten¹⁾. In den Kolonien durchläuft jede Zelle die Stadien des vegetativen Lebens und der Fortpflanzung (z. B. *Pediastrum*, *Pandorina*).

Übergänge zu einem zelligen Individuum hat man dagegen in den Fällen vor sich, in denen auch entwicklungsgeschichtlich eine Arbeitsteilung herrscht.

Während bei den meisten Volvocaceen sämtliche Zellen gleichwertig und zur Fortpflanzung befähigt sind, besitzt die Gattung *Volvox* dagegen eine große Zahl vegetativer Zellen neben relativ wenigen, die zu Oogonien, Antheridien oder Gonidien werden können. Man kann deshalb nicht umhin, *Volvox* als den Anfang eines zelligen Individuums anzusehen. Zweifelhaft ist noch die Stellung in einzelnen Fällen wie z. B. bei *Hydrodictyon* mit seinen zwar gleichen, aber nach bestimmtem Muster angeordneten Zellen. Das Netz als Ganzes bildet hier zweifelsohne eine höhere Entwicklungsform als ein bloßer Zellhaufen, ohne daß man jedoch von einer Arbeitsteilung sprechen kann.

Die einfachsten zelligen Individuen sind die Fadenalgen. Da die Zellen von *Nostoc*, *Beggiatoa*, *Conferva*, *Spirogyra* usw. gleichwertig sind, bleibt es häufig Geschmacksache, ob man sie als Aggregate oder zellige Individuen betrachten will. NÄGELI (1856) hat an der Hand der Schizo-

¹⁾ Vgl. A. BRAUN, 1851, S. 132 ff.

phyceen den Übergang zu zelligen Formen exemplifiziert. Bei den Chroococcaceen (z. B. *Gloeothece*) können die Zellen sich voneinander leicht lösen und im Wasser zerstreuen oder in einer Gallerte zusammen liegen, bei *Nostoc* sind die mehr oder weniger kugligen Zellen nur mit einer kleineren Stelle der Oberfläche, bei den Oscillarien sind die zylindrischen Zellen mit den ganzen Endflächen verbunden.

Wenn man in die Definition von „Aggregat“ und „Kolonie“ den physiologischen Gesichtspunkt einmischt, so kann man natürlich z. B. einen *Spirogyra*-Faden kein Aggregat nennen, denn die Zellen sind zu einer bestimmten Form (Zylinder) vereinigt, ferner hängen sie genetisch zusammen, ihre plasmatische Maschinerie (Kern- und Zellteilung) zielt auf die Schaffung eines zusammenhängenden Fadens hin. Daß die Zellen sich später voneinander lostrennen können (vgl. OLTMANN 1904), ist eine Sache für sich.

Auch bei vielen verzweigten Algen, wie *Cladophora*, sind alle Zellen ziemlich gleichwertig. Jede Zelle kann bei Regeneration einem neuen Individuum die Entstehung geben (MIEHE 1905), jede Zelle kann Zweige bilden. Der Modus der Zellteilung und des Wachstums schafft hier den Habitus des Ganzen, während z. B. bei *Synedra* und *Hydrurus* typisch einzellige Organismen durch bestimmt gerichtete Bewegungen oder gegenseitige Verschiebungen, also auf ganz verschiedene Weise, zu einem prinzipiell ähnlichen Habitus gelangen. Bei *Hydrurus* ist sogar eine Arbeitsteilung zwischen dem Hauptstamm und den Ästen vorhanden, indem nur die Zellen des letzteren zur Fortpflanzung tauglich sind. Auch hat die Kolonie Andeutung eines Scheitelwachstums (KLEBS 1886, 1892). Das allgemeine Bauschema der zelligen Pflanzen ist also jedenfalls nicht durch den Modus der Zellteilung bedingt, sondern dürfte in generelleren Gesetzen seinen Grund haben. Das ersieht man ja übrigens auch aus dem reich verzweigten und sproßähnlichen Coeloblasten *Bryopsis*.

Eine bemerkenswerte morphologisch kenntliche Differenzierung tritt bei den ebenfalls zu der Gruppe der Schlauchpflanzen gehörenden Dasycladaceen auf. Einen Gipfelpunkt unter den Zellenpflanzen bilden die Characeen. Bei ihnen findet man sogar Andeutungen einer Organisation, wie sie den Gewebepflanzen eigen ist.

3. Gewebe. Bei fortschreitender Arbeitsteilung im mehrzelligen Individuum sondert sich die Zellenmasse in Systeme, denen verschiedene Aufgaben zukommen. Bei den Dasycladien war die Differenzierung nur bis zu einer besonderen Anordnung und verschiedener Größe der Zellen

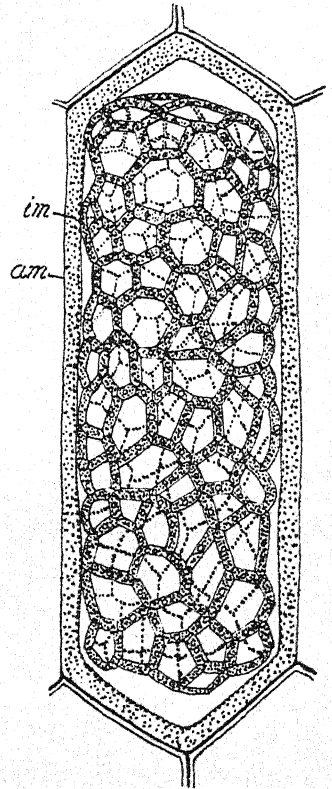


Fig. 90. *Hydrodictyon*. Junges Netz, noch in der Mutterzelle eingeschlossen. Nach KLEBS aus OLTMANN 1904.

vorgeschritten. Vorbedingung der Gewebebildung ist ein massiver Zellkörper, d. h. eine Ausdehnung des Zellverbandes in drei Dimensionen. Denn Zellfäden und Zellflächen gestatten keine größere körperliche Gliederung, als daß hierdurch die Anforderungen auf mechanische Festigkeit, Stoffleitung usw. durch besondere Form und Struktur der Zellwände befriedigt werden können. Alle Teile eines Zellfadens oder einer ebenen Zellfläche nehmen auch eine hinsichtlich der äußeren

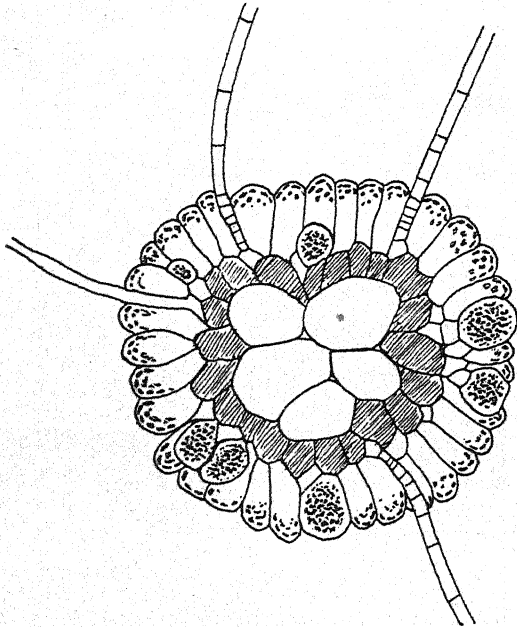


Fig. 91. Querschnitt durch den Sporen von *Delamarea attemata*. In der Peripherie Assimilatoren, Sporangien und Haare. Nach KUCKUCK aus OLTMANN 1904.

Bedingungen (Licht, Luft, Wasser) gleich begünstigte Lage ein. Eine Differenzierung wird nur insofern eintreten, als eine Befestigung des Thallus geboten ist, in welchem Falle Saugscheiben- oder Rhizoidenzellen ausgebildet werden, ferner wenn das Wachstum örtlich lokalisiert ist, in welchem Falle Scheitelzellen ausgebildet werden.

Mit der Ausdehnung des Zellverbandes in drei Dimensionen wird eine Differenzierung schon aus dem Umstand geboten, daß die inneren Zellen in eine hinsichtlich des notwendigen Verkehrs mit der Außenwelt ungünstigere Lage als die peripherisch gelegenen Zellen kommen. Bei der dominierenden Bedeutung der Assimilationsfunktion ist es leicht verständlich, daß die äußere Zellschicht zu einem Assimilationsgewebe umgestaltet

wird, während die inneren Zellen mehr mit den Aufgaben der Speicherung oder Stoffleitung vertraut werden. In seinen ersten Anfängen erblicken wir diese Zweiteilung der Arbeit z. B. in dem bandartigen Thallus von *Dictyota*. Die Rundsprosse bauen sich aus einer axilen Reihe großer, wenig gefärbter Zellen auf, welche von einem einschichtigen Mantel kleiner, chromatophorenreicher Rindenzellen umgeben werden. Die Flachsprosse sind analog gebaut: eine mittlere, großzellige Schicht, nur aus einer Zellage bestehend, wird beiderseits von kleinzelliger Rinde bedeckt, welche natürlich an den Rändern zusammenschließt (HANSEN 1893, OLTMANN 1904, S. 481). Bei den Sphacelariaceen mit ihren runden zelligen Sprossen liegt kaum noch eine Differenzierung vor; nur *Cladostephus* weist einen aus gestreckten Zellen aufgebauten „Zentralkörper“ auf nebst einer kleinzelligen Rinde.

Den immer schärfer werdenden Gegensatz zwischen dem zentralen und dem peripherischen Gewebe kann man durch die Reihe der Thallo-

phyten sowie bei den axialen Organen (Stamm und Wurzel) der Cormo-
phyten verfolgen. Als durchgehender Zug tritt die Großzelligkeit und

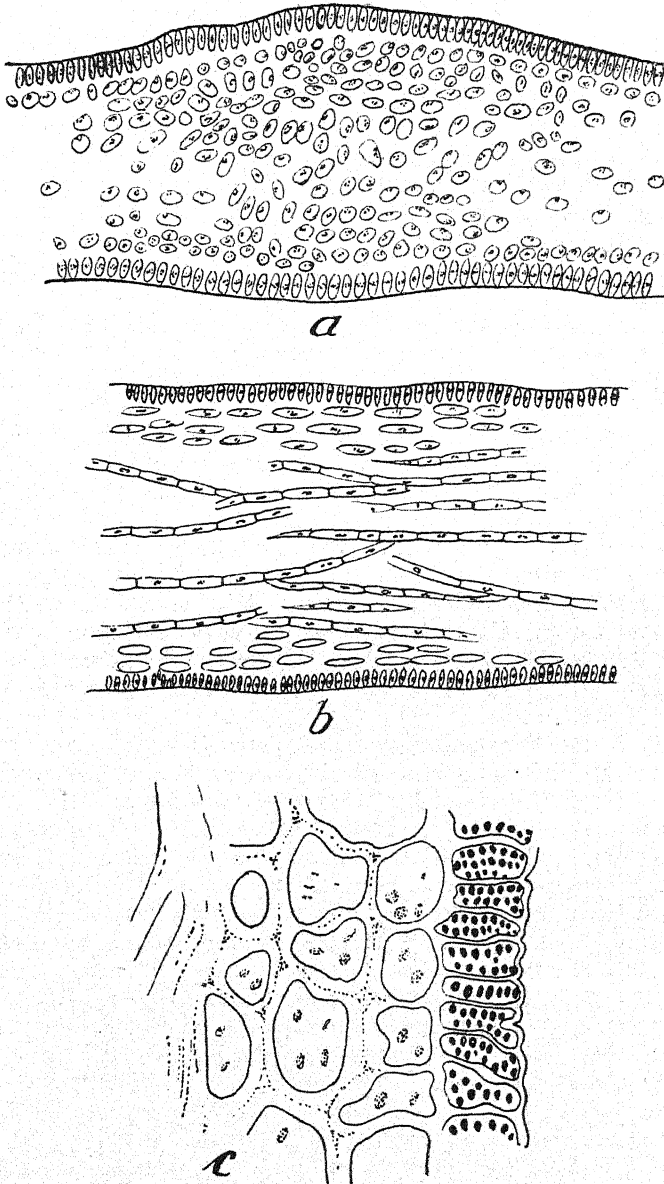


Fig. 92. Thallus von *Fucus vesiculosus*. a Querschnitt, b Längsschnitt, c Detail des Querschnittes mit Assimilationsschicht. Vergr. a und b 80, c 290. Original.

Chlorophyllarmut der zentralen Gewebe auf. Ein weiteres Stadium der phylogenetischen Entwicklung ist die Aussonderung langgestreckter Zellen, die sich fernerhin zu Zügen leitender Gewebe verbinden. Es

entsteht ein großzelliges undifferenziertes Markgewebe mit eingestreuten Leitungssträngen. Weitere Schritte sind die Trennung der Bildungsgewebe von den fertigen Partien, die feinere Ausgestaltung des Assimilationssystems, des mechanischen Systems usw. Ich verweise betreffs der verschiedenen Gewebesysteme auf die im folgenden Kapitel gegebene Übersicht, und betreffs der näheren Schilderung derselben auf die speziellen Abschnitte dieses Werkes.

Generische Unterschiede. Gewebe, wie zellige Verbände überhaupt, können auf verschiedene Art entstehen. Für gewöhnlich entstehen sie durch Zellteilung bei ausbleibender Trennung der Tochterzellen. Später kann durch Bildung von Interzellularen oder teilweise Verschleimung der Zellhäute eine Lockerung eintreten. Aber Gewebe entstehen auch durch Verwachsung getrennt entstandener Zellen, so regelmäßig bei den aus Hyphen zusammengeflochtenen Pilzgeweben (unechte Gewebe nach SACHS, 1868, S. 65). Auch bei den Phaeophyceen wird die Markschrift häufig aus hyphenähnlichen Zellen aufgebaut, die durch Verflechtung feste Verbände bilden können¹⁾. Auch bei niedrigeren Organismen kennt man Fälle, in denen ein Zellverband durch Verwachsung entsteht. So bei *Pediastrum* und *Hydrodictyon*, wo die Zoosporen nach kurzer Schwärmzeit sich zu einer Platte, bezw. einem Netz ordnen und nach Membranbildung verwachsen²⁾. Auch an die Aggregatplasmodien der Acrasiae sei hier erinnert.

Durch Verwachsung entsteht ferner die Berindung der Knoten am *Ceramium*-Thallus, indem die gestauchten Wirbeläste durch seitliche Berührung zu dichten Binden zusammenschließen (CRAMER 1857). Interessant ist ferner die Entwicklung des Cutleriaceen-Thallus. Dieser setzt sich aus Zellfäden zusammen, die mit einer interkalaren Wachstumszone begabt sind und in dem ausgewachsenen hinteren Teile miteinander verwachsen³⁾.

Das durch Verwachsung entstandene Gewebe kann anatomisch dem durch Zellteilung gebildeten täuschend ähnlich sein. Das Entstehen größerer Gewebepartien durch Verwachsung ließe sich kaum anders als aus Zellfäden denken. Da bei den Pilzen diese zumeist sehr langzellig sind und auch zu anastomosieren pflegen, bekommt das lockere Hyphengewebe einen besonderen Charakter. Die Mechanik des Wachstums kann bei solchen Geweben dem Wachstum echter Gewebe ähnlich sein, trotzdem die einzelnen Hyphen Spitzenwachstum haben (SACHS 1887, S. 421 ff.) Wir begegnen hier derselben Erscheinung wie betreffs der Vegetationspunkte der Cormophyten, die die gleiche Wachstumsmechanik aufweisen, obwohl die Konfiguration des Zellenetzes in den Einzelheiten sehr verschieden ist (vgl. S. 161). Wir betrachteten dies als einen Beweis dafür, daß die embryonale Substanz als ganze Masse wächst. Als ein in erwähnter Hinsicht gleichfalls interessanter Fall sei hier auch der Thallus von *Codium* und *Halimeda* erwähnt. Er baut sich aus lauter Auszweigungen eines einzigen Zellschlauches auf, und diese Zweige verhalten sich ähnlich wie die Hyphen der Pilze und Phaeophyceen, indem sie wenigstens in der Peripherie

¹⁾ Besonders bei Laminariaceen und Fucaceen; Lit. bei OLTMANNS, 1904, S. 445 ff., 524 ff.

²⁾ A. BRAUN, 1849—1850, Taf. II (*Pediastrum*); KLEBS, 1890 (*Hydrodictyon*).

³⁾ REINKE, 1878; SAUVAGEAU, Bot. Gaz. 29, S. 277.

des Thallus zu einem Pseudoparenchym dicht verflochten bzw. zusammengepreßt sind. Bei *Halimeda* findet Einschnürung des Plasmaschlauches durch Ringbildung nicht statt, sondern er ist durchaus kontinuierlich, bei *Codium* und anderen Gattungen der Codiaceen sind ringförmige Verdickungen auf der Innenseite der Wandung nicht selten¹⁾. Diese Pflanzen stellen also vorzügliche Beispiele für einen Übergang zwischen Coeloblast und zelligem Individuum vor. Einen Schritt weiter geht die Kammerung bei den Pilzhypen (vgl. S. 139). Bei *Cladophora* ist die Teilung der mehrkernigen Zellen vollständig.

Auch unter den durch Zellteilung gebildeten Geweben gibt es entwicklungsgeschichtliche Unterschiede. Als besonderer Fall ist der mehr oder weniger simultane Zerfall einer Plasmamasse in ein Gewebe zu nennen. Er kommt bei der Endospermibildung vor. Als paralleles Beispiel wäre die Fruktifizierung der mit Fusionsplasmodien versehenen Schleimpilze zu nennen, ferner die Sporenbildung in den Sporenmutterszellen. Eine histologische Eigentümlichkeit solcher simultan entstandenen Gewebe ist die regelmäßig polyedrische Gestalt der Zellen, die man auch bei der Zerklüftung des Zellinhaltes bei der Zoosporenbildung vieler Algen wiederfindet.

Weitere Unterschiede rühren von späteren Entwicklungsverschiedenheiten her. Die prosenchymatischen Gewebe entstehen ja durch z. T. entgegengesetzt gerichtetes Wachstum der nebeneinander liegenden Zellen, während im Parenchym angrenzende Wände ein gleichförmigeres Wachstum aufweisen. Der Charakter der Gewebe beruht auch sehr darauf, ob die Wände fortwährend aneinander geklebt bleiben oder ob sie sich teilweise voneinander lösen. Die Aufspaltung der bei ihrer Anlage einfachen Zellwandung in den durch Zellteilung gebildeten Geweben ist deshalb ein für die Entwicklung derselben sehr bedeutungsvoller Vorgang. Hierdurch gewinnen die bei ihrer Entstehung kompakten Gewebe dieselbe Möglichkeit, lockere oder festere Verbände zu bilden wie die durch Verwachsung getrennter Elemente entstandenen.

X. Die Gewebearten und Gewebesysteme.

1. Begriffsbestimmung. Wie die zelligen Individuen, ja auch die Kolonien und sogar die Aggregate, je nach Größe, Form und Zahl der Zellen eben als verschiedene Arten hervortreten, so kann man auch so viele Gewebearten unterscheiden, wie es Zelltypen in den höheren Organismen gibt. Aus dem Rahmen der eigentlichen Gewebe fallen hierbei die Idioblasten, da sie zwar besonders geformt sind, aber vereinzelt auftreten. Nun pflegt man aber die gesamten Gewebe einer Art, die bei dem Aufbau einer Pflanze Verwendung finden, unter den weiteren Begriff Gewebesystem zusammenzufassen und es ist dann wohl logisch berechtigt, auch die Idioblasten zusammen als ein besonderes System aufzuführen. Dagegen bringt es meines Erachtens wenig Nutzen, wenn man sie wie DE BARY, HABERLANDT²⁾ u. a. als Gewebe „im übertragenen Sinne“ bezeichnet, denn das Charakteristische der Idioblasten sind eben ihre absonderlichen Formen, die dem Entstehen eines regelrechten Verbandes hinderlich sind.

¹⁾ Siehe OLTMANN, 1904, S. 292 ff.

²⁾ DE BARY, 1877, S. 3; HABERLANDT, 1918, S. 46; vgl. ROTHERT, 1913.

Auch ROTHERT (1913, S. 1144) sagt: „Will man die Gesamtheit solcher isolierter Zellen nicht als ein besonderes Gewebe gelten lassen, so nennt man sie allgemein (im Gegensatz zu den Gewebezellen) Idioblasten.“

Gewebeart nennen wir also einen Verband aus ganz oder teilweise zusammenhängenden unter sich gleichen Zellen. Man kann auch die Bezeichnung einfaches oder homogenes Gewebe benutzen. — Eine nähere Begründung verlangt die Forderung nach Gleichheit der Zellen. Es wäre sinnlos, absolute Formähnlichkeit zu verlangen; ältere Anatomen wie z. B. MEYEN, wurden von ihrem streng beschreibenden Standpunkt aus zu dem Aufstellen einer Unzahl von Kategorien des Parenchyms usw. verleitet (siehe S. 13); dieses Verfahren ist wenig befolgenswert. Mit welchen großen Schwierigkeiten die rein beschreibende und vergleichende Anatomie zu kämpfen hat, ersieht man aus DEBARYS Vergleichender Anatomie wo z. B. Epidermis, Kork und Parenchym unter dem Begriff Zellengewebe zusammengeworfen und dem Sklerenchym, Tracheen usw. gegenübergestellt werden. Der natürliche Gang der Anatomie strebt, wie die Geschichte lehrt, zu physiologischer oder wenigstens teleologischer Interpretation. Der speziellen Anordnung der Wände in ein und demselben Gewebe ist von diesem Standpunkt aus ein gewisser Spielraum verliehen. Ein ganz natürliches Bestreben der physiologischen Anatomie ist demgemäß die Einordnung der Gewebearten unter große Gruppen, die Gewebesysteme, die mit Rücksicht auf die Funktion klassifiziert werden.

Andere Forschungsrichtungen mögen andere Einteilungsgründe wählen, jedoch verhehle ich mir nicht, daß Einteilungen, die die Funktion der Gewebe vernachlässigen, wenig Aussicht haben, auf die Dauer zu bestehen. Eine Nomenklatur ist doch nur ein Hilfsmittel für die immer fortschreitende Forschung. Deshalb darf natürlich die physiologische Nomenklatur ebensowenig in Zweckmäßigkeitsgesichtspunkten stecken bleiben, denn teleologische Erklärungen haben vor der kausalen Forschung nur einen bedingten Wert.

In der ursprünglichen Fassung, die SACHS dem Begriff Gewebesystem verlieh, ist zwar der richtige Sinn physiologischer Interpretation einigermaßen getroffen, aber SACHS steckt offenbar mit dem einen Fuß noch im Lager der vergleichenden Morphologen, wenn er nur drei Systeme skizziert. In dem von ihm sog. Grundgewebe spukt noch der von GREW herrührende Parenchymbegriff (vgl. S. 34). Es sieht sogar so aus, als ob SACHS seine drei Gewebesysteme nur der übersichtlicheren Darstellung halber aufstellt. Eine rationelle Durcharbeitung der gesamten anatomischen Erfahrungen von ökologisch-physiologischen Gesichtspunkten ist das Bestreben der neueren, von HABERLANDT inaugurierten Richtung in der Anatomie.

SACHS (1868, S. 74) skizziert seine Auffassung etwa in folgenden Worten: Die Gewebemasse, aus der die höheren Pflanzen bestehen, sucht sich nach außen abzugrenzen, es tritt ein Unterschied äußerer Gewebeschichten gegenüber der inneren Grundmasse des Gewebes hervor. Im Inneren des von den Hautgeweben umschlossenen Körpers treten abermals Differenzierungen ein, es bilden sich strangförmige Anordnungen von Zellen, umgeben von einem zwischen ihnen und der Haut liegenden Grundgewebe. SACHS bedient sich also in großen Zügen einer rein physiologisch-phylogenetischen Betrachtungsweise, der wir im Vorhergehenden gefolgt sind. Da er weiterhin sagt, daß „sowohl die Hautschicht als die Stränge und die dazwischen liegende Grundmasse des Gewebes“ nicht gleichartig sind, sondern in Gewebeschichten verschiedener Natur zerfallen, so hat er damit kurz seine Gedankenrichtung charakterisiert. Doch ist er

betreffs der Durchführung auf einer Vorstufe stehen geblieben und vermochte sich deshalb nicht ganz aus dem üblichen morphologischen Gedankenkreis herauszuarbeiten und die mangelhafte Durchführung der neueren Nomenklatur verschaffte ihm auch Gegner (siehe z. B. DE BARY 1877, S. 7; vgl. HABERLANDT 1918, S. 68).

Die Gewebesysteme sind die Organe der Pflanzen, wenn wir Stamm, Blatt, Wurzel usw. mit SACHS Glieder nennen. Das Assimilationssystem ist das Organ der autotrophen Nahrungsbereitung, das mechanische System das Organ der Festigung usw. Es kann auch vorkommen, daß ein Gewebe zwei oder mehrere getrennte Funktionen vereinigt. So ist z. B. die Blattepidermis neben einer schützenden Haut auch ein Teil des Durchlüftungssystems. Man spricht dann mit HABERLANDT von Haupt- und Nebenfunktionen. Diese Vielseitigkeit der meisten Gewebesysteme ist ein Charakteristicum der Pflanzen. Hierdurch wird natürlich die Klassifikation erschwert. Eigentlich gibt es nur Anpassungsformen, die an verschiedene Gewebetypen gebunden sein können (vgl. unten).

Die Gewebesysteme setzen sich, ihrem Organcharakter nach, zumeist aus mehr als einer Gewebeart zusammen, können also verschiedene Zellentypen aufweisen. Hierbei ist zwischen wirklich komplexen Systemen und solchen, wo der sonst homogene Bau nur in den verschiedenen Gliedern verschieden ist, zu unterscheiden. Komplexe Systeme sind z. B. in hohem Grad das Leitungssystem (die Gefäßbündel), wo ja nebeneinander mehrere Gewebearten verlaufen und zu einer höheren Einheit verbunden sind, ferner z. B. das Assimilationssystem, das in den Blättern sich in Pallisadengewebe und Schwammparenchym sondert. Ein einfaches System stellt z. B. das mechanische System dar, da jeder Sklerenchymstrang aus gleichen Zellen aufgebaut wird und auch die anderen Erscheinungsformen des mechanischen Systems (Kollenchym, Epidermis usw.) an sich homogen sind. Eine Mittelstellung nimmt z. B. das Speichersystem ein, da es beispielsweise in den Samen ziemlich kompliziert gebaut ist, während die wasserspeichernde Epidermis, das zuckerspeichernde Fruchtfleisch usw. keine Kompliziertheit besitzen. Zu den teils einfachen, teils komplexen Systemen gehört auch das Bildungssystem, das z. B. in den Vegetationspunkten in verschiedene Schichten zerfällt, während es als Kambium, Phellogen usw. einfach ist.

2. Die Gewebe vom physiologischen Standpunkte. Die durch SACHS, SCHWENDENER, HABERLANDT u. a. wiederbelebte physiologische Anatomie interessiert sich vornehmlich für den Nutzen der Gewebe für die Pflanze. Die Tätigkeit der Pflanze wird gemäß dem Prinzip der Arbeitsteilung auf verschiedene zusammenwirkende Organe, d. h. Gewebesysteme, verteilt. Die physiologische Anatomie betrachtet es als ihre Aufgabe, die Hauptfunktionen und dann die Zweckmäßigkeit im Bau der Organe aufzuspüren. Sie bedient sich hierbei des physiologischen Experiments, aber verfährt auch vielfach rein deduktiv. So bedeutungsvoll und ansprechend diese Richtung in der Anatomie ist, indem sie uns zu einer einheitlichen Auffassung des Lebens der fertigen Pflanze verhilft, so ist sie jedoch nicht frei von Übertreibungen. Es handelt sich in dieser Wissenschaft sehr um Ausdeutung der Struktur und man vergißt hierbei zuweilen, daß das Nützlichkeitsprinzip, obwohl es natürlich einen sehr guten Leitfaden darbietet, doch Ausnahmen erleidet. Was für uns als etwas Zweckmäßiges aussieht, braucht ja deshalb für die Pflanze nicht immer so zweckmäßig zu sein. Es bleibt m. a. W.

öfters schwierig zu entscheiden, was hinsichtlich der Aufgabe einer Struktur Hauptsache und was Nebensache ist. Die Schlüsse der physiologisch-anatomischen Methode bedürften deshalb durchgehends, um bündig zu werden, der experimentellen Erhärtung.

Ich kann HABERLANDT (1918, S. 8) nicht beitreten, wenn er behauptet, daß zahlreiche Fragen betreffend den Zusammenhang zwischen Bau und Funktion einer experimentellen Behandlung überhaupt nicht zugänglich sind. Nehmen wir ein paar Beispiele. Die Frage nach der Bedeutung der Membranfalten im Armpallisadengewebe soll nach HABERLANDT nicht experimentell angegriffen werden können. Mir scheint es, daß die Unsicherheit des deduktiven Urteils hier, wie betreffs des Palisadenparenchyms, eben auf mangelnder kausaler Einsicht beruht. Erst die Kenntnis der Lichtbrechungsverhältnisse, der Absorptionsfähigkeit der Chloroplasten und ihre Assimilationsintensität ließe uns eine zuverlässige Konstruktion über die zweckmäßigste Verteilung derselben in den Zellen machen. Auch die Bedeutung der Dünnwandigkeit der Fühlpapillen, die HABERLANDT ebenfalls als Beleg für seine Behauptung anführt, muß sicher experimentell ermittelt werden. Eine dünne Wand könnte ja auch unbiegsam sein; erst die Erfahrungen bei Plasmolyse usw. haben gelehrt, daß die dünnen Parenchymzellwände sehr biegsam sind. Übrigens bleibt eben betreffs der angeblichen Sinnesorgane für jeden Fall experimentell zu ermitteln, ob sie wirklich diejenige Funktion ausüben, für die sie eingerichtet zu sein scheinen. Wie ein Blick auf die einschlägige reizphysiologische Literatur lehrt, ist die Funktion der mit beweglicher Stärke ausgerüsteten Zellen als Statolithenorgane sowie die mit linsenförmig verdickten Wänden versehenen Epidermiszellen als Lichtsinnesorgane nicht hinreichend bewiesen.

Überall wo die physiologische Anatomie etwas mit Gewißheit über den Zusammenhang zwischen Struktur und Funktion aussagen kann, liegen also, wenigstens versteckt, experimentelle Erfahrungen zugrunde. Mehr apriorisch vermögen wir nur das allgemeine Bauschema des Pflanzenkörpers zu fassen. So leuchtet ja aus allgemeinen Erfahrungstatsachen ein, daß die Flächenausbreitung des Assimilationssystems im Dienst der Lichtausnützung steht, daß die mechanischen Gewebe in biegefesten Organen eine andere Lagerung einnehmen müssen als in zugfesten Organen, daß Speicherungsgewebe voluminös sein sollen und daß das Leitungsgewebe aus langgestreckten oder röhrenförmig verbundenen Zellen besteht. Andererseits gehört ja experimentalphysiologische Erfahrung dazu, um zu entscheiden, ob die blattartigen Organe assimilieren oder ob die Sklerenchymstränge zugfest sind.

Die pathologische Pflanzenanatomie lehrt vielfach, wie vorsichtig man mit Vorderhandsdeutungen umgehen muß. Was alles ist nicht als „Anpassung“ gedeutet worden! Ich möchte hier nur auf die „halophile Struktur“ hinweisen, die viele Pflanzen bei Chlornatriumkultur annehmen. Ihre Zweckmäßigkeit ist zweifelhaft, seitdem es sich gezeigt hat, daß Halophyten ebenso stark wie Mesophyten transpirieren können¹⁾. Die Versenkung der Stomata unter das Niveau der Epidermisaußenwände tritt, wie KÜSTER (1916, S. 252, 416) hervorhebt, unter den verschiedensten Bedingungen ein. Die Anschwellung der Gewebe bei Halophyten, die

¹⁾ Vgl. z. B. DELF, 1911.

mangelhafte Differenzierung im Assimilationssystem usw. könnte also auch eine nutzlose Modifikation sein.

Wegen der manchmal nicht ganz scharfen Spezialisierung der pflanzlichen Gewebe herrscht bei der Systematisierung derselben nach physiologischen (wie auch nach morphologischen) Gesichtspunkten einige Unsicherheit (vgl. ROTHERT 1913, S. 1145). Keine anatomisch-physiologische Systematik kann deshalb auf Unfehlbarkeit Anspruch haben, sondern soll als ein Versuch betrachtet werden, die mannigfaltigen Erscheinungen durch Einreihung unter eine Anzahl Gruppen besser überblicken zu können. Der Pflanzenkörper wird ganz wesentlich aus zusammenhängenden Gewebemassen aufgebaut. Wir haben so eine Anzahl verschiedenen Funktionen dienende zusammenhängende oder kohärente Gewebesysteme. Außer diesen den eigentlichen Körper zusammensetzenden kohärenten Systemen gibt es eine Anzahl anatomische Einrichtungen, die wie für ganz bestimmte Zwecke geschaffene „Apparate“ funktionieren und hie und da wie Inseln in den oder auf den kohärenten Systemen eingestreut sind; hierher gehören auch die Idioblasten. Wir nennen diese Systeme zweckmäßig disperse Gewebesysteme und erreichen hierdurch den Vorteil einer gesonderten Behandlung von Dingen, die sonst mit den eigentlichen Systemen zusammengeworfen werden. — Diese Aussonderung der dispersen Systeme und Einrichtungen in eine zweite Hauptabteilung der anatomischen Erscheinungen ist, so scheint es mir, die einfache Konsequenz einer strengen Durchführung des SACHSSchen Gedankens. Den Idioblasten hat man ja vielfach schon eine Sonderstellung eingeräumt.

Die kohärenten Gewebesysteme lassen sich in drei Hauptgruppen einreihen, die ebensovielen Hauptfunktionen entsprechen. Als erste Gruppe stehen die Systeme der Entwicklung (Bildungsgewebe), also alles embryonale, bei dem Aufbau der übrigen Systeme tätige Gewebe. Die übrigen Systeme umfassen die Funktionen des fertigen Körpers. Diese können wir trennen in Funktionen zur Erhaltung der Lebensverrichtungen (Assimilation, Atmung, Aufnahme, Fortleitung und Speicherung der anorganischen und organischen Nahrung und der Stoffwechselprodukte), kurz gesagt dynamische Funktionen, und Aufgaben zwecks Ansteifung und Schutz des Körpers, also statische Funktionen. Demgemäß haben wir eine Gruppe von Systemen mit dynamischen Funktionen und eine Gruppe von Systemen mit statischen Funktionen.

Bei den dispersen Systemen liegt die Sache ähnlich, obwohl hier wegen der manchmal hohen Spezialisierung auch neue bei den kohärenten Systemen nicht vorfindliche Aufgaben auftreten. Beispiele auf disperse Systeme sind die Spaltöffnungen, die Sinnesorgane, die Fortpflanzungsapparate, die Idioblasten.

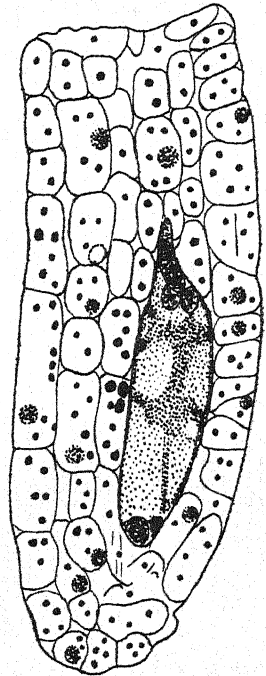


Fig. 93. Optischer Längsschnitt durch eine lebende Samenanlage von *Pyrola chlorantha*. Vergr. 335. Original.

Die physiologische Anatomie hat interessante Tatsachen über den teleologischen Zusammenhang zwischen Struktur und Tätigkeit im Pflanzenkörper aufgedeckt. Ganz allgemein hat sich hierbei gezeigt, daß die Pflanzenorgane wenig spezialisiert sind, daß sie häufig neben einer Hauptfunktion verschiedene Nebenfunktionen haben.

Über die Wichtigkeit des physiologischen Experiments wurde oben (S. 174) gesprochen. Es muß immer experimentell eingegriffen werden, um das Steigen oder Abfallen der Funktionsintensität oder die Art eines eventuellen Funktionswechsels festzustellen. Denn die eigentliche Funktion kann nur in besonderen Fällen, z. B. bei der Speicherung fester Stoffe, durch direkte Beobachtung festgestellt werden. Überhaupt wissen wir auch noch recht wenig über Spezialfunktionen, z. B. über die Absonderung von Enzymen oder von den seltsamen Stoffen, die wohl bei den Korrelationen mitspielen, und es bleibt der Zukunft vorbehalten, den etwaigen Zusammenhang einer derartigen Stoffbildung mit einer sichtbaren Struktur nachzuspüren. Man wird wohl hierbei den Satz bestätigt finden, daß das Anatomische nur die Umrisse der physiologischen Arbeitsteilung widerspiegelt.

Das entwicklungsmechanische Experiment läuft vielfach darauf hinaus, den Organen künstlich (durch operative Eingriffe, Transplantation usw.) andere Funktionen zuzuteilen, als sie normalerweise haben und die hierdurch verursachten anatomischen und morphologischen Veränderungen zu konstatieren. Es leuchtet ein, daß durch solche Experimente ausgemacht wird, bis zu welchem Grad Funktion und Struktur verknüpft sind. Die experimentelle Anatomie hat auch die wichtige Frage zu entscheiden, was die sogenannten funktionellen Anpassungen eigentlich sind, also namentlich, ob sie direkt durch die Funktionsänderung hervorgerufen werden oder ob die Struktur-entwicklung kausal von Stoffen bestimmt wird, die nichts mit der eigentlichen Funktion zu tun haben. Schon jetzt kann man mit ziemlicher Sicherheit behaupten, daß z. B. ein Speicherorgan nicht direkt als Folge einer funktionell bedingten Ablagerung von Nahrungsstoffen an einem bestimmten Ort entsteht, sondern daß die wirklichen „organbildenden“ Stoffe von besonderer Natur sind. Wir wissen auch, daß z. B. Sonnen- und Schattenblätter nicht unter dem direkten Einfluß der stärkeren oder schwächeren Beleuchtung entstehen, sondern als Nachwirkung des Lichteinflusses in vorigem Jahr (NORDHAUSEN 1905).

Man muß also recht vorsichtig mit dem Begriff Anpassung umgehen. Die physiologisch-anatomischen Systeme weisen nur die normale Kombination von Struktur und Funktion auf und lassen selbstverständlich keine teleologischen Rückschlüsse auf die Entstehungsweise zu.

3. Die Gewebe vom entwicklungsmechanischen Standpunkt¹⁾. Das Ziel der Entwicklungsmechanik ist die kausale Erklärung der Formbildung (kausale Morphologie). Die experimentelle oder kausale Anatomie zielt speziell auf die Kausalerklärung der Gewebestruktur hin, sucht also die Ursachen zu ermitteln, die die Embryonalsubstanz dazu bringt, verschiedene Gewebe aus sich hervorgehen zu lassen und die die

¹⁾ An dieser Stelle handelt es sich nur um einen orientierenden Überblick über die entwicklungsmechanische Betrachtung der Gewebe. Im übrigen ist der experimentellen Anatomie eine besondere Darstellung vorbehalten. Der Herausgeber.

fortschreitende Entwicklung der speziellen Gewebe und anatomischen Apparate dirigieren. Also eine außerordentlich umfassende und schwierige Aufgabe, die derzeitig kaum noch in Angriff genommen ist. Hier haben wir nur kurz die Grundlinien dieser Forschungsrichtung anzugeben.

Die kausale Anatomie bedient sich, wie die kausale Morphologie überhaupt, einer verschiedenen Methodik, je nachdem sie die Ursachen der ontogenetischen oder der phylogenetischen Entwicklung erforschen will (vgl. ROUX 1912, S. 129). Letztere gehört in das Gebiet der Vererbungs- und Artbildungslehre.

Die Stellung der kausalen Anatomie gegenüber der reinen Entwicklungsgeschichte besteht darin, daß letztere der Kontinuität der sichtbaren Entwicklungsstadien nachspürt, während die kausale Anatomie sozusagen die innere Maschinerie aufzudecken sucht, aus deren Tätigkeit die Formen und Strukturen hervorgehen. SACHS (1878, 1887) Theorie der Organbildung hat die historisch wichtige Bedeutung gehabt, die kausale Betrachtungsweise konsequent vorzuführen. In der Durchführung ist aber diese Theorie wenig klar. SACHS nimmt an, daß während der Entwicklung einer Pflanze die ontogenetisch früheren Stadien Stoffe bilden, die bei der Entstehung der Organe des nächsten Stadiums bestimmend eingreifen. Seine Theorie ist deshalb von einer Seite gesehen ein moderner Ableger des alten Dogmas von einer uhrwerkmäßigen unveränderlichen Aneinanderreihung der ontogenetischen Entwicklungsstadien.

Dieses Dogma wurde durch die zahlreichen Arbeiten von KLEBS u. a. Entwicklungsphysiologen umgestoßen, wodurch namentlich die einschneidende Bedeutung äußerer Bedingungen für die Entwicklung dargelegt wurde. Es hat sich gezeigt, daß sich verschiedene Entwicklungsstadien voneinander künstlich trennen lassen, daß man bestimmte Stadien experimentell unterdrücken, sogar ganz überspringen kann, so daß nur in beschränktem Maße von einem inneren Rhythmus der Entwicklung gesprochen werden kann. KLEBS ging hierbei vielleicht zu weit, da er geneigt war, jeden inneren Rhythmus zu leugnen.

Die Frage, ob ein Gestaltungsprozeß aus äußeren oder inneren Ursachen einsetzt, ob er autonom oder paratonisch induziert wird, ist wichtig, aber prinzipiell besteht kein Unterschied zwischen den paratonisch induzierten Formbildungsprozessen und den sogen. Korrelationen. Auch die Korrelationen beruhen sicherlich auf stofflicher oder energetischer Beeinflussung der Embryonalsubstanz, sie stellen innere Bedingungen vor, deren Beschaffenheit zu ermitteln allerdings dem Experimentator viel größere Schwierigkeiten bereiten als die äußeren Reize.

Denken wir als Grundlage jeder Formbildung eine chemisch-physikalische Maschinerie bestimmter Beschaffenheit (vgl. unten Kap. 11) und stellen wir uns vor, daß die anatomischen Formen und Strukturen aus der Tätigkeit dieser Maschinerie hervorgehen, so zerfallen die Bedingungen in solche, die rein formal die Lebenstätigkeit erhalten (Realisationsfaktoren nach ROUX) und solche, die in die Tätigkeit richtend, differenzierend eingreifen (Determinationsfaktoren nach ROUX). Formale Bedingungen sind z. B. Wärme, Licht, einfache Nährstoffe, ohne die ja

pflanzliches Leben erlischt; determinierende Bedingungen sind die „formativen Reize“ aller Art, die wir noch sehr wenig kennen und deren Bestimmung Aufgabe der experimentellen Anatomie ist. Die Sache wird dadurch kompliziert, daß viele „Bedingungen“ zugleich formal und determinierend wirken, z. B. das Licht, da es teils unerläßliche Energiequelle ist, teils als Determinationsfaktor je nach der Intensität in verschiedenster Weise bestimmend in den Bau der Pflanze eingreift. Die ungleiche Wirkung verschiedener Lichtintensitäten lehrt auch, daß differente Quantitäten ein und desselben „Reizes“ wie verschiedene Determinationsfaktoren wirken können. Endlich sei betreffs des Verhältnisses äußerer und innerer Bedingungen zueinander bemerkt, daß ein äußerer Faktor, ob er realisierend oder determinierend wirkt, wegen der mannigfaltigen Verkettung der Lebenserscheinungen eine mehr oder weniger tiefgreifende Umwälzung aller inneren Bedingungen mit sich bringt. Schon der einfachste Gestaltungsprozeß stellt also ein überaus kompliziertes Problem vor, wenn man die Analyse einigermaßen tief gehen läßt.

Methodisch am leichtesten angreifbar sind in jeder Hinsicht die äußeren Bedingungen. Man hat hierbei natürlich den Einfluß veränderter Zusammensetzung der äußeren Bedingungskonstellation — Mengenvariation, Wegnahme einzelner Faktoren — auf die anatomischen Erscheinungen zu ermitteln. Eine Anzahl Erfahrungen auf diesem Gebiet wurden schon bei Besprechung der Zellformen erwähnt (S. 114). Für alles Nähere sei auf den Abschnitt „Experimentelle Anatomie“ hingewiesen.

Betreffs der Untersuchung der inneren Gestaltungsfaktoren liegt die Sache wesentlich anders. Da solche Faktoren wesentlich in dem Einfluß der verschiedenen Glieder und Organe aufeinander bestehen (Korrelation), so konstatiert man deren Anwesenheit durch operative Eingriffe, partielle Entwicklungshemmung (z. B. durch Eingipsen), Transplantation usw. und durch das Studium der hierdurch verursachten Veränderungen in den auf solche Weise in ihrem inneren Zusammenhang gestörten Organen. So leicht der Nachweis der Korrelationen ist, ebenso schwierig ist es zu ermitteln, worin diese gegenseitige Beeinflussung der Organe aufeinander besteht. Sie könnte energetischer Art sein, höchstwahrscheinlich handelt es sich aber zumeist um Stoffe oder Stoffmischungen, die von jedem Organ abgesondert werden, um darauf, nach Fortleitung in Leitungsbahnen oder von Zelle zu Zelle, die anderen Organe zu affizieren. Rein hypothetisch hat man von „Wuchsenzymen“ (BELJERINCK) u. dgl. gesprochen, jedoch fehlt es auch nicht an Versuchen, die Frage experimentell anzugreifen.

Bei den meisten sogenannten quantitativen Korrelationen oder Kompensationen (GOEBEL 1884, S. 4)¹⁾ scheint die stärkere oder schwächere Ausbildung eines Organs oder eines Gewebes mit reichlicherer oder geringerer Zufuhr der „inneren Nahrung“ zusammenzuhängen. So beruht nach VÖCHTING (1908, S. 47) die symmetrische Gestalt der Rübenwurzel und der Kohlrabiknolle auf der symmetrischen Verteilung der Blätter und die hierdurch bedingte gleichmäßige „Ernährung“. Wenn man an einer normal gestalteten, jungen, rasch wachsenden Kohlrabiknolle die Blätter der einen Längsseite entfernt und das Auftreten neuer Blätter verhindert, so entwickelt sich der Wurzelkörper stärker auf der be-

¹⁾ „Gesetz der Kompensation des Wachstums“ nach DARWIN (1876 II, S. 403).

blättern, als auf der gegenüberliegenden Seite. Ein asymmetrisches Wachstum zeigte die Rübenwurzel, wenn man seitlich auf sie ein Blatt pflanzte (VÖCHTING 1892, S. 67, 69; vgl. über ähnliche Korrelationen GENTNER 1909, GOEBEL 1913, S. 201). Auf einen „Kampf um die innere Nahrung“¹⁾ führt GOEBEL (1884) z. B. auch das regelmäßige Verkümmern aller Samenanlagen außer einer in den Früchten der Eiche und Linde, ferner das Verkümmern des einen Kotyledon bei *Streptocarpus* (vgl. HERING 1896) zurück.

Aber nicht nur derartige Wachstumserscheinungen will man vielfach auf bessere oder schlechtere „innere Ernährung“ zurückführen, sondern KLEBS (1906, S. 105) vermutet, daß überhaupt die durch die äußeren Bedingungen herbeigeführten inneren Veränderungen in der Pflanze (in den Zellen) quantitativer Natur seien, daß z. B. die Blütenbildung dadurch bedingt werde, daß das Konzentrationsverhältnis zwischen gewissen organischen Inhaltsbestandteilen der Zellen, besonders den Kohlehydraten, und anorganischen Salzen zugunsten der ersteren verschoben werde. GOEBEL (1908) vertritt eine im Prinzip ähnliche Auffassung. Auch KÜSTER (1903) sagte betreffs der Hypoplasie und Hypertrophie, daß sie durch mangelhafte, bezw. übermäßige Ernährung hervorgerufen werden.

Es leuchtet ein, daß diese Auffassung, die auf Vorstellungen von Hofmeister (1868, S. 602) zurückgreift, nur den ersten Anfang einer Kausalerklärung vorstellt. Die weitere Analyse soll natürlich diese unbestimmte „innere Nahrung“ weiter zerlegen, denn es ist von vornherein wenig wahrscheinlich, daß ein Komplex sehr vieler Stoffe spezifisch auslösend wirke. Die „innere Nahrung“ wird man weiter in Realisationsfaktoren und Determinationsfaktoren zu zerlegen haben. Man kennt auch Beispiele für Auslösung von Gestaltungsprozessen durch bestimmte Stoffe. FITTING (1909) fand, daß gewisse Postflorationsphänomene bei Orchideen durch einen auf der Außenseite der Pollinien befindlichen Stoff ausgelöst werden. DOPOSCHEG-UHLAR (1911) glaubte durch Auslaugen der Zwiebelknöllchen von *Achimenes* das „Knöllchenenzym“ gefunden zu haben. Auch in Fällen, wo man einfach dem Komplex der „inneren Nahrung“ die gestaltende Wirkung zuschrieb, gelang es bisweilen, wenigstens wahrscheinlich zu machen, daß der Determinationsfaktor von den eigentlichen Nährstoffen isoliert werden kann. VÖCHTING (1901) fand einmal bei *Oxalis crassicaulis* Knollenbildung, ohne daß zugleich Stärkespeicherung stattfand. Zu erinnern wäre hier auch an die Befunde von HABERLANDT (1913, 1919a u. b) über die Zellteilungen in den Kartoffelknollen: sie werden nach ihm durch einen von dem Leitungsgewebe ausgesonderten Stoff angeregt. Dass Nahrungsreichtum allein nicht zur Auslösung von Zellwachstum genügt, lehren die Ergebnisse von KLEBS (1888) an *Zygnema*. Bei künstlicher Ernährung können die Zellen mit Stärke vollgepfropft werden, ohne daß abnormal erhöhtes Wachstum stattfindet. Wenn dagegen isolierte Blätter das Wachstum wieder aufnehmen und erhebliche Größe erreichen (LINDEMUTH 1904), so kann dies wohl nicht einfach auf die Anhäufung von Assimilationsprodukten beruhen. Höchstwahrscheinlich handelt es sich hier, wie

¹⁾ Vgl. über diesen Begriff auch Roux (1912, S. 215).

bei HABERLANDTS (1901) isolierten Mesophyllzellen um das Wegfallen eines Hemmungsfaktors, der im natürlichen Gewebeverband dem übermäßigen Wachstum eine Grenze setzt. — Übrigens weisen die isolierten Blätter auch qualitative Gewebedifferenzen auf (MATHUSE 1906). — Ähnliche Hemmungsfaktoren bedingen das begrenzte, gegenseitig geregelte Wachstum der Sprosse eines Individuums. Es ist sehr fraglich, ob diese „Hemmungsfaktoren“ schlechthin mit einem Kampf um die „innere Nahrung“ identifiziert werden können. Belehrend ist in dieser Hinsicht MOGKS (1914, S. 651, 655) Befund, daß die von einem Sproß ausgehende Hemmungskorrelation auch besteht, wenn er durch Eingipsen im Wachstum gehindert wird, man könnte doch denken, daß, wenn es sich nur um Nahrungskampf handelte, Eingipsen gleich wie Abschneiden wirken sollte. MOGK zeigte auch, daß die Assimilation und Transpiration für die Korrelation zwischen dem Hauptspross und den Achselknospen der Kotyledonen der Bohne ohne wesentliche Bedeutung ist (1914, S. 601 f.). Ferner gelang es ihm, eine Zusammensetzung der Hemmungskorrelation aus mehreren Komponenten nachzuweisen (1914, S. 652).

Die aufgezählten Beispiele, die sich leicht vermehren lassen, zeigen zur Genüge, daß es sich betreffs der inneren Bedingungen der Gestaltung um ein ganzes System von „Individualstoffen“ (JOST) nebst Realisationsfaktoren handeln dürfte und daß es mißlich ist, die innere Gestaltung auch betreffs reiner Quantitätserscheinungen als einen Kampf um die „innere Nahrung“ aufzufassen. Ein solcher verfrühter Schluß wurde meist dadurch veranlaßt, daß die Determinationsstoffe mit den einfachen „Nahrungsstoffen“ zu wandern pflegen. Überhaupt muß man in der kausalen Morphologie und Anatomie sehr vorsichtig mit solchen teleologisch gefärbten Vorstellungen umgehen. Wenn z. B., wie in VÖCHTINGS Versuchen, Knollen an den Orten entstehen, wo sich Assimilate anhäufen, so darf dies nicht im Sinne des PFLÜGERSchen Satzes ausgedeutet werden, daß das Bedürfnis zugleich Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses sei. Eine solche rein teleologische Interpretation beschneidet von vornherein das Weitergehen der Forschung. Die oben erwähnten Beobachtungen lehren, daß solche Zweckmäßigkeitsgesichtspunkte vielfach direkt falsch sind.

Schon betreffs der äußeren Bedingungen läßt einem der Zweckmäßigkeitsgesichtspunkt öfters im Stich. Das Sklerenchym scheint nach mehreren Angaben durch Wassermangel zu stärkerer Entwicklung angeregt zu werden (SCHIMPER 1898, S. 8, SIMON 1908). Dagegen ist mechanischer Zug einflußlos (VÖCHTING 1908, S. 254). — Die Gefäßbündel scheinen nach den Untersuchungen von SIMON (1908b) auf den von einem Wassergefälle ausgeübten Reiz ausdifferenziert zu werden. Im Wundkallus bilden sich Tracheiden dagegen nur bei hoher Luftfeuchtigkeit aus (Optimum bei 90—95%); Wassermangel ist hier also keine Bedingung (SIMON 1908b). — Ich erinnere ferner an die Ähnlichkeiten betreffs Gewebedifferenzierung zwischen Xerophyten und Halophyten, obwohl die äußeren Bedingungen möglichst verschieden sind (vgl. S. 174). Auch das übermäßige Streckungswachstum bei Lichtmangel kann durch andere Ursachen hervorgerufen werden (z. B. Feuchtigkeit bei *Sempervivum*, BRENNER 1900; Nitratmangel, FRANK 1904).

Dieselbe Gewebestruktur kann also auf verschiedene äußere Bedingungen hin entstehen. Irgendwelche Belege für eine vitalistische Theorie der Entwicklung lassen sich jedenfalls nicht aus der experimentellen Anatomie und Morphologie herausgewinnen. Es gibt höchst unzuweckmäßige anatomische Reaktionen; man braucht nur das normale Ineinandergreifen der Entwicklungsbedingungen zu stören, um ganz eigenartige Abweichungen von der sonst ganz natürlich vorherrschenden Zweckmäßigkeit der organischen Erscheinungen zu sehen zu bekommen. Die Regulationen, d. h. die Reaktionen, durch welche die Pflanze ein gestörtes Gleichgewichtsverhältnis wieder zu gewinnen versucht, sind nur bei einem bestimmten Ineinandergreifen einer Reihe von inneren Vorgängen denkbar. Der Entwicklungsmechanismus ist für eine in der Natur häufig wiederkehrende Konstellation von Bedingungen eingerichtet. Das Experiment kann den die Regulation auslösenden Faktor (bezw. Faktoren) von denjenigen Faktoren heraussondern, durch deren Anwesenheit die Regulation erst zweckmäßig wird.

Bei dem derzeitigen Stand der kausalen Anatomie ist es selbstverständlich unmöglich, zu sagen, wie weit eine kettenartige Verbindung von Entwicklungsvorgängen vorkommt bezw. wie weit es möglich ist, verschiedene Stadien experimentell voneinander zu trennen. Wahrscheinlich werden sich aber wohl die Befunde von KLEBS u. a. über „willkürliche Entwicklungsänderung“, Überspringung von Stadien usw. auch hinsichtlich verschiedener innerer Vorgänge wiederfinden, so daß man wohl die zeitlichen und räumlichen Beziehungen der Gewebe zueinander beliebig verändern könnte. Die pathologische Anatomie bietet ja schon viele Beispiele für bemerkenswerte Abweichungen von den normalen Lagerungen der Gewebe (s. die Werke von KÜSTER 1916, SORAUER 1909 u. a.). Schon a priori kann man vermuten, daß das bloße Embryonalwachstum, wodurch also die räumliche Ausdehnung eines Gewebekörpers bestimmt wird, durch andere Faktoren determiniert wird als die später erfolgende innere Differenzierung. In der Tat lehren Experimente (von VÖCHTING, SIMON u. a.), daß z. B. die Ausdifferenzierung von Leitbündeln erst sekundär erfolgt. Hiermit ist natürlich nicht gesagt, daß nicht in der natürlichen, normalen Entwicklung die Lage der Gefäßbündel durch die Form der Gewebe, die Stellung der Sprossen und Achselorgane bedingt wird. Hauptsache ist, daß die Organform nicht notwendig eine bestimmte Form und Ausbreitung des Leitbündelsystems bedingt. Weitere Forschungen werden zu zeigen haben, inwieweit die schon von SACHS unterschiedenen Phasen oder Hauptstadien der Entwicklung durch spezifisch verschiedene innere Bedingungen ausgezeichnet sind.

Die experimentelle Anatomie nimmt natürlich in sich auch die Erfahrungen der reinen Pathologie auf, die sogar hier ein besonders großes Gewicht bekommen.

Die Ursachen der phylogenetischen Entwicklung der Gewebe sind naturgemäß noch schwieriger zu enthüllen. Die induktive Vererbungslehre scheint die zweifelsohne wichtige und interessante Frage des Verhaltens der Gewebe bei Kreuzung und Spaltung kaum noch in Angriff genommen zu haben. Die mit zumeist äußeren Merkmalen arbeitende Bastardlehre hat ja eine vielfach geradezu verblüffende Vielseitigkeit der von einem einzigen „Gen“ bedingten phänotypischen Erscheinungen nachgewiesen.

Man wird auch vermuten können, daß auch die anatomische Struktur sich z. T. aus mendelnden Eigenschaften aufbaut. Ein interessantes Teilproblem wäre hier zu untersuchen, inwieweit anatomische Merkmale direkt genotypisch bestimmt sind oder als Folgeerscheinung von solchen auftreten. Mangelhafte Ausbildung des Leitungssystems als primäre, eigentlich mendelnde Eigenschaft, kann ja weitgehende Sekundärerscheinungen nach sich ziehen und es bleibt hier experimentell zu ermitteln, was primär und was sekundär ist. Gleiches gilt natürlich betreffs der Mutationen.

Eine besondere Stellung nehmen die Pfropfbastarde oder Chimären ein. Auch diese Erscheinungen dürften zur Erhellung gewisser Probleme der kausalen Anatomie beitragen können.

4. Entwicklungsgeschichtliche und vergleichende Anatomie. Die Entwicklungsgeschichte hebt mit der von TREVIRANUS, MIRBEL, MOHL u. a. begründeten Ansicht an, daß die Zelle als einziges Bauelement der Organe fungiert. Durch MOHL, SCHLEIDEN, HOFMEISTER, NÄGELI u. a. wurde unsere Kenntnis der Ontogenie in deskriptivem Sinne erweitert. Die durch NÄGELI und HANSTEIN eingeführten entwicklungsgeschichtlichen Benennungen haben sich bis zum heutigen Tage erhalten, wahrscheinlich weil es an einem rationelleren Einteilungsgrund bisher fehlte und weil die Bildungsgewebe physiologisch eine Sonderstellung einnehmen (vgl. S. 175).

Eine entwicklungsgeschichtliche Klassifikation der fertigen Gewebe brauchen wir dagegen nicht, da dieselben durch die Funktion hinreichend charakterisiert werden und da gleiche oder ähnliche Gewebe als den Endpunkt sehr verschiedener Entwicklungswege auftreten können. So können Gefäße und Holz 1. durch Differenzierung des Protoxylems, 2. aus dem Kambium, 3. im Wundkallus entstehen. Die pathologische Anatomie zeigt auch, wie es KÜSTER ausdrückt, daß „alles aus allem werden kann“. Irgendwelche „morphologische Kausalität“, wie O. HERTWIG will, gibt es nicht: Wenn zwei Entwicklungsstadien in Millionen Fällen aufeinanderfolgen, so kann man hieraus nicht schließen, daß das eine die Ursache des anderen ist, ebensowenig wie der Tag die Ursache der immer darauffolgenden Nacht ist. Heutzutage wird unter Entwicklungsgeschichte fast nur Embryologie einschließlich der vorhergehenden Geschlechtszellenbildung verstanden und hier sind wichtige Entdeckungen gemacht, die neues Licht auf Fragen wie die Apogamie und den Generationswechsel geworfen haben. Es leuchtet auch ein, daß die „Ontogenie der Zelle“ eine andere und zwar generellere Bedeutung hat als die Ontogenie des Organismus. Die heutige Entwicklungsgeschichte ist teils Cytologie, teils eine Art vergleichender Morphologie.

Es wurde schon erwähnt, daß man bei der Aufstellung von entwicklungsgeschichtlichen Regeln Vorsicht üben muß und jedenfalls darauf Bedacht nehmen soll, daß die Entwicklungsbedingungen nicht immer „normal“ sind. Doch gibt es immer generelle Regeln, die auch bei abnormer Entwicklung befolgt werden, z. B. daß die Entstehung eines beblätterten Stammes notwendig die Tätigkeit eines Vegetationspunktes voraussetzt. Die normale Verteilung der Gewebe im Stamm und Blatt kann unter abnormen Bedingungen weitgehende Veränderungen erfahren. So bekommen die Blattkissen der Kohlrabipflanze nach Unterdrückung

der Geschlechtstätigkeit abnorme Kambien, woraus sich bemerkenswerte Bildungsabweichungen ergeben. Die Leitbündel werden aufgeteilt oder zu gelappten Gebilden zusammengesetzt usw. (VÖCHTING 1908, S. 181). Im Blatt kann die Lagerung der Gewebe umgeworfen werden, so daß das Palisadengewebe auf der Unterseite entwickelt wird¹⁾. Insbesondere werden in den organoiden Gallen seltsame Lagerungsverhältnisse der Gewebe beobachtet. — Die durch KÜSTER nach VIRCHOWs Zellulärpathologie aufgenommenen Benennungen Hypoplasie, Hypertrophie, Hyperplasie und Metaplasie haben einen vorwiegend entwicklungsgeschichtlichen Sinn, indem hierunter durch resp. Entwicklungshemmung, übermäßiges Wachstum (mit oder ohne Zellteilung) oder Umdifferenzierung entstandene „Anomalien“ verstanden werden.

Die entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen bilden selbstverständlich eine unerläßliche Unterlage später einsetzender entwicklungsmechanischer Forschung. Historisch haben sie ja auch eine außerordentlich wichtige Rolle gehabt (vgl. S. 26). Später wurde sie durch die vergleichende Methode vervollständigt. Der Ertrag der modernen Entwicklungsgeschichte ist namentlich der Nachweis der erstaunlichen Bildbarkeit der Gewebe und die Buntheit der Wege, auf welchen homologe Organe entstehen. Man denke nur an die vielen Typen der Embryosackentwicklung!

Die vergleichende Anatomie, der wir uns nun zuletzt zuwenden wollen, vermittelt die Kenntnis der übereinstimmenden Züge pflanzlicher Gestaltung. Überhaupt ist die Anatomie vergleichend, insofern sie generell sein will. Ich möchte hier nur auf die allgemeinsten Errungenschaften der vergleichenden Anatomie hinweisen.

In erster Linie zu nennen ist der Nachweis der ausgesprochenen Symmetrie im inneren Bau. Schon in der Zelle ist symmetrische Lagerung der Organe vorherrschend (vgl. Kap. 3, S. 81). Wie bei der Zelle hängt auch bei den Geweben, und hier sogar in noch höherem Grade, die Art der Symmetrie von der äußeren Form ab. Radiärsymmetrisch sind viele sphärische Früchte, auf dem Querschnitt radiär gebaut sind die zylindrischen Sprosse und Wurzeln, Blütenschäfte usw. Bilateralsymmetrisch sind eine Reihe bifazialer Blätter, wie die der Schwertlilie, von *Hakea oleifolia* u. a., ferner Flachsprosse von *Opuntia* usw. Lateral-symmetrisch sind die meisten dorsiventralen Organe, wie die gewöhnlichen Laubblätter.

Das allgemeine Prinzip der Symmetrie ist Wiederholung nach einem Raumrhythmus. Wie die Symmetrie kausal zustandekommt, läßt sich ebensowenig wie betreffs der Zellsymmetrie derzeitig überblicken. Man begegnet hier wieder dem Problem von Beziehungen zwischen Lage und Form (vgl. S. 83, 118). Versuche einer Kausalerklärung sind z. B. die von KÜSTER (1913) gemachten Analogien mit den LIESEGANGschen Diffusionsfiguren in Gelen. Zweifelsohne hat man betreffs der Symmetrie mit ausgesprochener Selbstdifferenzierung zu tun. Entwicklungsgeschichtlich wird die innere Symmetrie des Stammes und der Wurzel auf den symmetrischen Bau des durch „Selbstdifferenzierung“ entstandenen Vegetationspunktes zurückgeführt. Ferner spielt für sekundäre

¹⁾ KÜSTER, 1916, S. 191 (an *Eriophyes*-Gallen).

Gewebe die äußere Form des Gliedes eine große Rolle für das Erhalten der Symmetrie. Das Phellogen wird z. B. immer in einem gewissen Abstand von der freien Oberfläche angelegt. Die weitere Erhaltung und Entwicklung der inneren Symmetrie hängt davon ab, ob die Seitenorgane harmonisch stehen und sich entwickeln. Äußere Bedingungen spielen eine große Rolle für Symmetriestörungen. So werden bei einseitiger Begünstigung der Blattentwicklung die zugehörigen Gefäßbündel im Stamm häufig kräftiger als die übrigen ausgebildet. Plagiotrope Sprosse bekommen auch häufig, durch stärkere Gewebeentwicklung an der Unterseite, einen exzentrischen Bau.

Es leuchtet ein, daß schon am Stammvegetationspunkt die Achselorgane unter dem Einfluß anisotroper Bedingungen stehen, was für die Induktion einer dorsiventralen Symmetrie von Bedeutung sein dürfte. Jedoch ist das Entstehen des dorsiventralen Baues des Laubblattes nicht aufgeklärt¹⁾, während man z. B. für den *Marchantia*-Thallus weiß, daß er durch das Licht induziert wird (PFEFFER 1871). Nach neueren Untersuchungen (DACHNOWSKI 1907) scheint jedoch eine gewisse Labilität zu bestehen, so daß auch am Klinostaten bei allseitiger Beleuchtung Dorsiventralität auftreten kann. Jedenfalls kann man natürlich vor der Hand die Entstehung dorsiventraler oder gar asymmetrischer Formen durch Selbstdifferenzierung nicht ableugnen, obwohl sich unsere Vernunft hiergegen sträubt. Die experimentelle Anatomie hat natürlich einzusetzen und zu ermitteln zu suchen, durch welche Ursachen (äußere oder innere) ein von den einfachen Symmetriegesetzen abweichendes Strukturbild entsteht.

Die vergleichende Anatomie hat neben der typischen Lagerung (Konfiguration) der Gewebe auch die typischen Zellformen zu ermitteln. Dieselben wurden schon in Kap. 5 geschildert.

Das Ziel der vergleichenden Forschung ist es, einen Katalog der anatomischen Formen zuwegezubringen unter gleichzeitigem Hinweis auf Ähnlichkeiten. Historisch hat sie eine ähnliche Entwicklung durchlaufen wie die Morphologie der äußeren Formen. Man unterscheidet hier zuerst eine „idealistische“ Periode²⁾, in der man neben der Zurückführung der mannigfaltigen Gestalten auf wenige „Grundformen“ auch zugleich genetische Erklärungen auffand: Die bekannte Metamorphosenlehre. In der Metamorphosenlehre GOETHEs waren die „Grundformen“ Idealbilder und die ganze Morphogenese ein Phantasiespiel, in der idealistischen Periode der Anatomie identifizierte man die Grundformen mit bestimmten Zelltypen (BERNHARDI, BRISSEAU-MIRBEL u. a., vgl. S. 15).

Später hat die vergleichende Anatomie Material zu phylogenetischen Spekulationen geliefert. Namentlich die Anatomie der Fortpflanzungsorgane spielt im Gebiet der phylogenetischen Theorien eine große Rolle. Ganz vorurteilslos betrachtet ist die vergleichende Betrachtungsweise die einzig vernünftige Art, auf welche anatomische Tatsachen gesammelt und in brauchbarer Form dargestellt werden können. Sonst würde man in dem Chaos der Mannigfaltigkeit unter sinken.

¹⁾ Nach WIESNER (1902, S. 788), GOEBEL (1913, S. 494, 497) wird die Dorsiventralität der Laubblätter nicht von außen (durch das Licht) induziert.

²⁾ Beginnend mit GOETHE, der den Begriff „Morphologie“ schuf.

XI. Die physikalische und chemische Organisation der Zelle

A. Die allgemeine physikalische Organisation

Über die Bedeutung der morphologischen Gliederung des Zellenleibs wurde im Kap. II gehandelt. Jedes Organ der Zelle — Cytoplasma, Kern, Plastiden — hat nun eine feinere Struktur, die teils sichtbar, teils in das Ultramikroskopische verlegt ist. Die sichtbare Cytoplasmastruktur werden wir im zweiten Abschnitt näher schildern, und die feinere morphologische Organisation von Kern und Plastiden wird in den Abschnitten „Karyologie“ und „Plastiden“ beschrieben. Im vorliegenden Kapitel haben wir uns also an die allgemeine chemische und physikalische Beschaffenheit des Lebenssubstrates zu halten. Die mehr sekundären Glieder der Zelle, wie die Cellulosehaut, übergehen wir. An die Frage der chemisch-physikalischen Organisation gliedert sich auch das Problem der Elementarstruktur des Protoplasmas, auf die wir im dritten Paragraphen kommen.

1. Der kolloidale Zustand. Physikalisch ist das Protoplasma eine mehr oder weniger zähflüssige Mischung aus organischen Körpern. Die Hauptmasse ist wohl organisch kolloidal¹⁾, aber auch anorganische Salze kommen im Protoplasma vor.

Das Stoffkapital der Zelle ist auf verschiedene mikroskopisch sichtbare Strukturen verteilt. Außer dieser sichtbaren Heterogenität oder Mehrphasigkeit gibt es aber eine ultramikroskopische Heterogenität. Man kann daher das Protoplasma als ein chemisch heterogenes System nebeneinander bestehender Phasen auffassen²⁾.

Der Grad der Zerteilung der Phasen kann nun sehr verschieden sein. Wie die Kolloidchemie lehrt, gibt es alle Übergänge zwischen den groben Suspensionen, Emulsionen und Schäumen zu den echten Lösungen. Die Kolloide nehmen eine Mittelstellung ein, indem die im Lösungs- oder, wie Wo. OSTWALD es nennt, „Dispersionsmittel“ verteilten Partikeln der „dispersen Substanz“ zwar unter der unteren Sichtbarkeitsgrenze (also etwa 140 $\mu\mu$) liegen, aber doch bedeutend größer als die Moleküle der echten Lösungen (Disperside) sind. Die Kolloide werden wiederum in zwei Gruppen geteilt. In den suspensionsartigen Kolloiden lassen sich die Teilchen³⁾ ultramikroskopisch nachweisen (Diameter 250—6 [sogar 1] $\mu\mu$), in den lösungsartigen Kolloiden ist die Teilchengröße so weit herabgesunken, daß die Flüssigkeit optisch leer erscheint⁴⁾.

Eine scharfe Grenze betreffs der Teilchengröße gibt es zwischen verschiedenen Arten von Suspensionen und Lösungen nicht, und ein und derselbe Stoff (z. B. gewisse Farbstoffe) kann in sehr wechselnder

¹⁾ Über Kolloide und verwandte Erscheinungen im allgemeinen und besonderen siehe u. a.: FREUNDLICH, 1909, Wo. OSTWALD, 1917; ZSIGMONDY, 1918; CZAPEK, 1913, S. 24 ff.; HÖBER, 1914, S. 255; H. v. TSCHERMAK, 1916. Im folgenden werden die Grundlagen der Kolloidchemie als bekannt vorausgesetzt.

²⁾ Vgl. ZWAARDEMAKER, 1906, S. 108 ff.

³⁾ Man nennt die mikroskopisch sichtbaren Teilchen Mikronen, die nur ultramikroskopisch nachweisbaren werden Ultramikronen genannt, während die auch im Ultramikroskop unsichtbaren Amikronen heißen.

⁴⁾ Über die Klassifikation der dispersen Systeme vgl. auch A. v. TSCHERMAK, 1916, S. 88.

Teilchengröße auftreten. Der Einteilung in grobe Suspensionen, Kolloide und echte Lösungen liegen aber physikalisch-chemische Eigenschaften zugrunde. Diese erfahren nämlich bei stetiger Abnahme der Teilchengröße sprunghafte Veränderungen¹⁾. So unterscheiden sich die Suspensionen von den eigentlichen Kolloiden durch verschiedene Empfindlichkeit gegen Ausfällungsmittel, durch die bedeutende innere Reibung in den Kolloiden usw. Die Grenze liegt eben etwa bei 140 $\mu\mu$. Noch auffallender sind bekanntlich die physikalisch-chemischen Unterschiede von Kolloiden und echten Lösungen. Die untere Grenze der ultramikroskopisch nachweisbaren Teilchen liegt bei 6—1 $\mu\mu$. Jedoch liegt sie bei hydratisierten organischen Kolloidteilchen wegen ihres vom Dispersionsmittel (Wasser) wenig abweichenden Brechungsvermögens wesentlich höher (30—40 $\mu\mu$). Eine Vorstellung von dem Diameter der Teilchen im Vergleich zu bekannten organischen Bildungen gibt folgende Tabelle²⁾:

Rote Blutkörperchen	7500 $\mu\mu$	(= hunderttausendstel mm)
<i>Staphylococcus</i>	800 $\mu\mu$	
Teilchen einer feinen Mastixsuspension	500—1000 $\mu\mu$	
Kaseinteilchen in Milch	130—170 $\mu\mu$	
Kolloidale Goldteilchen	2—15 $\mu\mu$	
Molekül von löslicher Stärke	5 $\mu\mu$	
Molekül von Hämoglobin	2,5 $\mu\mu$ ³⁾	
Molekül von Traubenzucker	0,7 $\mu\mu$	
Molekül von Wasserstoff	0,1 $\mu\mu$	

Das Protoplasma, das chemisch eine Mischung sehr vieler Stoffe vorstellt, enthält nun, wie gesagt, Dispersoide aller Art. Schon das mikroskopisch homogene Plasma, z. B. die Hautschicht und das Enchylema, ist nicht physikalisch einheitlich. Und die ultramikroskopische Heterogenität, die hier von GAIDUKOV (1910) direkt nachgewiesen wurde, wird noch dadurch erhöht, daß jede Phase eines Kolloids wiederum kolloidal sein kann; solche komplexe kolloidale Systeme dürften im Plasma Regel sein. Die lyophilen (durchaus flüssigwässrigen) Kolloide setzen sich aus einer wasserreichen und kolloidarmen und einer wasserarmen und kolloidreichen Phase zusammen. Im Plasma sind noch gröbere Phasen, d. h. die sichtbaren Strukturen, vorhanden. So wird das Körnerplasma mikroskopisch in zwei Phasen zerlegt: 1. die Substanz, aus der das Waben-, Netz- oder Fadenwerk besteht und 2. die Zwischensubstanz (Enchylema). Aber diese beiden Substanzen sind sicher Kolloide von komplexer Natur. Gleiches gilt für den Kern, der mikroskopisch aus Karyotin, Kernsaft und Nucleolarsubstanz besteht. Das Karyotin besteht zum großen Teil aus kolloidalen Nucleoproteiden, und im Kernsaft kommen, wie die Gerinnung bei Fixierung lehrt, andere Kolloide vor. Die disperse Substanz des mikroskopischen Plasmas ist wohl selten durchaus gleicher Art in allen Teilen der Zelle. Die Mikroplasmata dürften, wie S. 65 erwähnt, chemisch bunt sein. Außerdem kommen im Leben Entmischungen und

¹⁾ Wo. OSTWALD, 1917, I, S. 38.

²⁾ Aus OSTWALD, 1917, Taf. III, S. 33; nach W. MECKLENBURG, 1910, S. 64, A. v. TSCHERMAK, 1916, S. 74.

³⁾ Siehe ZSIGMONDY, 1918, S. 381.

Emulgierungen vor (vgl. Chondriosomen, Cytosomen, Abschn. II), woraus erhellt, daß die „Gerüstsubstanz“ keineswegs ein physikalisches Individuum darstellt. Auch der Zellsaft und die Vakuoleninhalte sind physikalisch heterogen, da sie außer organischen und unorganischen Salzen, die echte Lösungen bilden, Körper wie Kohlehydrate, Antho-

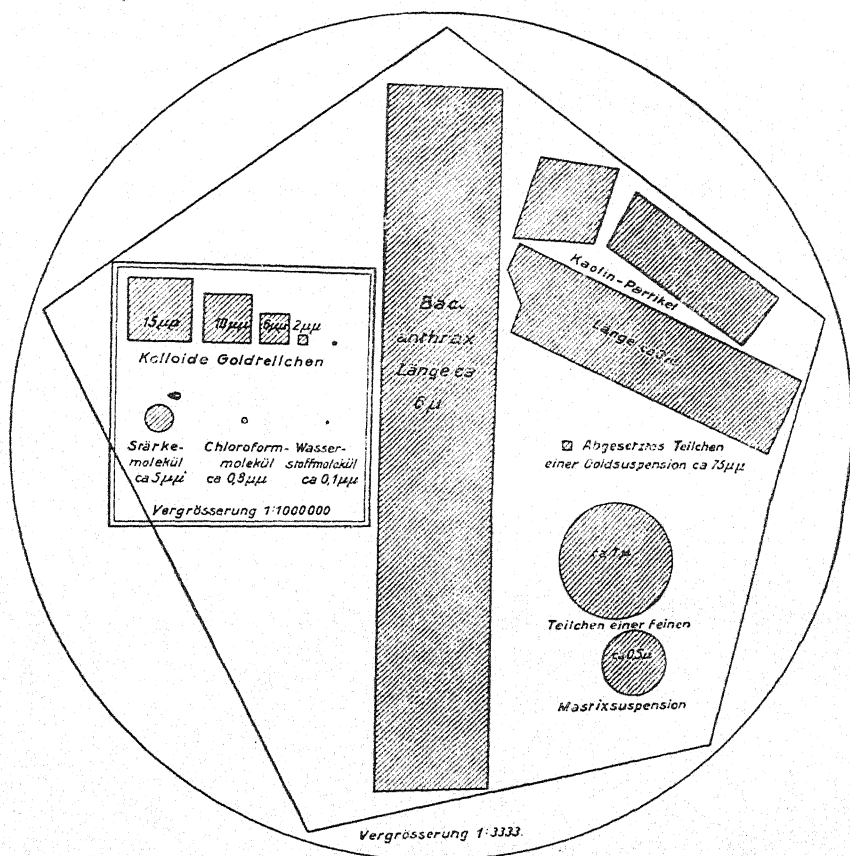


Fig. 94. Vergleichende Darstellung der Teilchengrößen in dispersen Systemen. Nach Wo. OSTWALD 1917. Bei der Reproduktion auf die Hälfte verkleinert. Der kreisförmige Umriß entspricht dem Durchmesser eines menschlichen Blutkörperchens (ca. 7,5 µ), das große unschraffierte Fünfeck veranschaulicht ein Reisstärkekorn mittlerer Größe (ca. 7 µ). Die in der eingerahmten Nebentafel gezeichneten Teilchen sind im Vergleich zu denen der Haupttafel 333 mal vergrößert.

kyan, Gerbstoffe, sogar Eiweißkörper enthalten können, die teils echt kolloidal sind oder auf der Grenze zwischen Kolloiden und Molekulardispersiden stehen.

Die physikalisch-morphologische Komplikation des Protoplasmas ist also keineswegs mit der Feststellung der mikroskopisch sichtbaren Strukturen erschöpft. Was die Konfiguration der amikroskopischen Struktur betrifft, so dürfte sie ebenso wechselnd wie die mikroskopische

Struktur sein. Höchstwahrscheinlich kann die disperse Phase sowohl freie kugelige oder kristallinische Partikelchen als Netz- und Wabenstrukturen bilden.

Die mikroskopischen Strukturen entstehen entweder durch Anwachsen (Vergrößerung) der Primärteilchen oder deren Zusammengehen zu größeren Bildungen. Derartige Strukturentwicklung ist bei der Gelbildung und Entmischung beobachtet worden. Die Bildung von Gelen ist eine Art von Entmischung, wobei sich, z. B. bei Gelatine und Agar, eine kolloidreiche von einer kolloidarmen Lösung in anderer (und zwar ungleichmäßigerer) Raumverteilung als bei Solen aussondert. Die kolloidreichere Phase taucht bei der Gelbildung in Form von unzähligen kugeligen Ultramikronen auf, durch deren Heranwachsen bzw. Aneinanderlagern allmählich Flocken, Fäden usw. gebildet werden, die aus mikroskopischen und submikroskopischen Teilchen bestehen und sich durch Kontraktion verfestigen¹⁾; die Flocken können bei konzentrierten Gallerten an den Berührungsflächen aneinanderkleben und ein zusammenhängendes Gerüst darstellen, in dem die kolloidarme Phase dispers eingeschlossen bleibt, wie HARDY (1899) bei der Ausfällung von Gelatine aus einer alkoholischen Lösung bei Abkühlung beobachtete. Man kann allgemein Sol als eine gleichmäßige Verteilungsart der Teilchen im Dispersionsmittel definieren, während bei den Gelen eine ungleichmäßige Verteilung vorhanden ist, indem die Teilchen zu Flocken, Kugeln oder Waben-Netzen verbunden sind²⁾. Die anwachsende innere Reibung bei der Gallertbildung dürfte auf Attraktion zwischen den Kolloidteilchen und den Wassermolekeln beruhen, wodurch diese die freie Beweglichkeit einbüßen.

Größere mikroskopische Körner- und Waben-, bzw. Fadenstrukturen, denen ähnlich, die BÜTSCHLI, HARDY, A. FISCHER u. a. durch die Fixierung von Gelatine mit Chromsäure, Alkohol usw. erzielten³⁾, entstehen durch Ausfällung, bzw. Koagulation. Sie haben nichts gemeinsam mit der eigentlichen Gelstruktur⁴⁾, obwohl sie eine weitere Aggregationsstufe der kolloidreichen Phase darstellen. Die Ausfällung ist häufig ein kapillarelektisches Phänomen. Die suspendierten Teilchen eines Kolloids sind in der Regel elektrisch geladen (obwohl in viel geringerem Grade als die Ionen), und Ausfällung kommt meist zustande, sobald diese Ladung unter eine gewisse minimale Grenze sinkt. Die amikronischen Sole sind allerdings in dieser Hinsicht weniger ausgeprägt als die größeren Suspensionen. Dementsprechend sind diese Sole, woraus sich die Hauptmasse des Plasmas zusammensetzt, recht wenig empfindlich gegen Elektrolyte. Fällung kann durch „Aussalzung“ oder durch chemische Bindung stattfinden. Auch Selbstfällung durch Altern, die sog. Hysteresis, ist betreffs der Emulsionskolloide bekannt. Bei der Fällung gehen die Teilchen in Gruppen und Flocken zusammen und diese ordnen sich häufig in Reihen, Fäden, Netze usw., ohne daß man etwas Bestimmtes über die hierbei maßgebenden Kräfte aussagen kann. Die Ausfällungsstrukturen stehen wohl in einer Reihe mit den makroskopischen Strukturen in Emul-

¹⁾ BACHMANN, 1912; v. WEIMARN, 1907, S. 79, 1908, S. 285.

²⁾ A. v. TSCHERMAK, 1916, I, S. 74.

³⁾ BÜTSCHLI, 1892; HARDY, 1900, S. 326; A. FISCHER, 1899. Vgl. PAULI, 1902.

⁴⁾ PAULI, 1902; ZSIGMONDY, 1918, S. 107, 366.

sionen, in erstarrendem Paraffin usw.¹⁾. Eine scharfe Grenze existiert übrigens nicht zwischen Gallertbildung, Gelbildung und Ausfällung²⁾.

Ein stetiger Übergang von ultramikroskopischer in mikroskopische Struktur findet auch bei der gewöhnlichen Entmischung statt. Während bei der Gelatinierung die Teilchen nicht zusammenzugehen brauchen (also bloße „Körnchenstruktur“ vorhanden sein kann) und erst festere, quellungsfähige Kolloide als ein Gerüstwerk mit winzigen Hohlräumen aufgefaßt werden müssen, setzt sich bei der typischen Entmischung das Anwachsen der in einem gegebenen Augenblick auftauchenden Submikromen fort, bis sie aufeinanderstoßen und zu einer homogenen geschlossenen Phase zusammentreten³⁾. Die mikroskopischen Teile der neuen Phase unterliegen alle dem unberechenbaren Spiel der Oberflächenkräfte und nehmen die wechselnden Formen an, die unter dem Namen Myelinformen bekannt sind. Namentlich die Chondriosomen weisen Beispiele solcher Formbildung auf. Übrigens haben sich die Ansichten über die Übergänge von unsichtbarer zu sichtbarer Struktur noch nicht stabilisiert. Da im Ultramikroskop nur die Existenz, nicht die Form der Teilchen nachgewiesen werden kann und Teilchen, die weniger als $\frac{1}{2}$ Wellenlänge voneinander entfernt sind, als eins erscheinen, läßt sich selbstverständlich nicht mit Sicherheit sagen, ob nicht die Netz-Wabenstruktur schon ultramikroskopisch existiere. Einige Verfasser (BÜTSCHLI, HARDY, RHUMBLER u. a.) neigen auch der Ansicht zu, daß auch Sole eine solche Struktur haben können, die bei der Gerinnung vergrößert und infolgedessen sichtbar werde⁴⁾.

Eine mikroskopische Heterogenität entsteht auch bei dem Gefrieren vieler lyophiler Kolloide. Eine Gelatinelösung wird nach MOLISCH⁵⁾ in einen Schwamm umgewandelt, dessen Gerüstwerk aus Gelatine besteht und dessen Hohlräume mit Eis erfüllt sind. Ähnlich verhält sich Agar-Agar. Im normalen Leben der Zelle spielen diese Erscheinungen keine Rolle, können aber eine Erklärung des Gefrierens abgeben. Die erwähnten Veränderungen gehen bei Wiederkehr der normalen Bedingungen nur langsam, in extremen Fällen gar nicht zurück.

Die Vorgänge der Gelatinierung, Entmischung usw. variieren je nach der Konzentration in der Weise, daß die wasserarme Phase bald innerhalb der wasserreichen, bald außerhalb derselben existiert. Beim Abkühlen einer alkoholischen Gelatinelösung von 6,7% Gelatingehalt tritt die wasserarme Phase in Form von Tröpfchen auf. Bei 36,5% Gelatine bildet sie ein zusammenhängendes Gerüst mit eingeschlossenen Bläschen der verdünnteren Phase (HARDY 1900). Eine solche Inversion der äußeren und inneren Phase von zweiphasigen Systemen dürfte auch im Plasma vorkommen⁶⁾, da ja die Mengenverhältnisse der Körper, die nicht zum eigentlichen Betrieb gehören, also Reservestoffe, Exkrete usw., außerordentlich wechseln. Namentlich die Lipide dürften sogar gleichzeitig als disperse Phase, als Tröpfchen und als zusammenhängende

¹⁾ Über letztere Strukturen vgl. W. MAGNUS, 1913; vgl. ZSIGMONDY, 1918, S. 109.

²⁾ Vgl. v. TSCHERMAK, 1916, S. 75; HEKURA, 1913.

³⁾ v. LEPKOWSKI, 1911.

⁴⁾ Siehe z. B. ROBERTSON, 1912, S. 266 ff. Dagegen die oben angeführte Auffassung von ZSIGMONDY, 1918; vgl. auch v. TSCHERMAK, 1916, S. 89.

⁵⁾ MOLISCH, 1897; AMBRONN, 1891; H. W. FISCHER, 1910.

⁶⁾ Vgl. R. E. LIESEGANG, 1912.

Phase vorkommen, je nach der Konzentration. Da die Lipoide sich an der Oberfläche der Zelle anreichern, dürfte die Hautschicht eine labile Zerteilung einer Eiweiß-Wasserkombination in einer zusammenhängenden Fettphase darstellen¹⁾, während im Zellinnern die hydrophilen Kolloide meist dominieren, die Lipoide also hier in emulsoider Dispersion in der wässrigen Proteokolloidphase zerteilt sind. Eine Inversion der Verteilungsweise kommt im Leben des Plasmas sicher auch betreffs der mikroskopischen Struktur vor. Ein und dasselbe Protoplasma kann in verschiedenen Lebenszuständen, ja sogar gleichzeitig auf verschiedenen Stellen, emulsionsartig, netzartig oder wabenartig sein. Überhaupt geht eine mikroskopische Emulsion leicht in Wabenstruktur über und umgekehrt (näheres hierüber im Abschn. Cytoplasma).

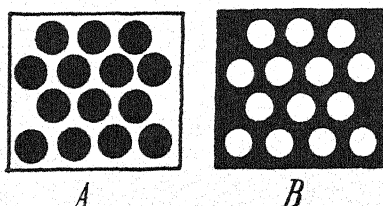


Fig. 95. Diagram zur Veranschaulichung der Beziehungen der Phasen im kolloidalen System zueinander. Wenn das Schwarze die wasserärmere Phase vorstellt, so ist A ein gewöhnliches Hydrosol. B ist ein Gel von Wabenstruktur, etwa wie ein konzentriertes Gelatinegel. Nach BAYLISS 1918.

2. Die Bedeutung des kolloidalen Zustandes für die Lebenserscheinungen ist besonders in der enormen Vermehrung der Oberfläche zu suchen. Feine Verteilung überhaupt ist natürlich Vorbedingung chemischer Aktivität; aber von diesem Gesichtspunkt wäre Molekular- bzw. Ionendispersion das Ideal. Der kolloidale Zustand bietet aber den Vorteil physikalischer Heterogenität und Verteilung des chemischen Materials hinter trennenden, obwohl sehr großen Oberflächen, wodurch eine hohe Gliederung und damit Regulierbarkeit des Umsatzes gewonnen

wird. Viele Reaktionen verlaufen als in echter Lösung, aber immerhin rascher als in groben Dispersionen²⁾. Überhaupt gilt für die chemische Kinetik heterogener Gebilde das von WENZEL ausgesprochene Gesetz, daß die in gleichen Zeiträumen umgesetzten Mengen proportional der Größe der absoluten Oberfläche sind³⁾.

Der kolloidale Zustand kann aber wegen der allgemein verdichtenden Wirkung der Oberflächenspannung geschwindigkeitserhöhend wirken. Kolloide zeigen in extrem hohem Grad die Erscheinung der Adsorption, d. h. die Anhäufung von Stoffen an der Oberfläche der Teilchen. Hierdurch kann ein Kolloid durch seine bloße Anwesenheit befördernd auf chemische Reaktionen, also katalytisch wirken. Da die organischen Katalysatoren, die Enzyme, zumeist wohl Kolloide sein dürften, hängt wohl ihre Wirkung vielfach mit Adsorptionsphänomenen zusammen⁴⁾. Viele Inhaltsbestandteile der Zelle dürften erst im kolloidalen Zustande hinreichende Reaktionsfähigkeit erlangen. So wurde von WILLSTÄTTER und STOLL (1915, 1918) nachgewiesen, daß Chlorophyll erst in kolloidaler, nicht aber in echter (ätherischer oder alkoholischer) Lösung mit Kohlensäure reagiert. Durch Spektralvergleiche wurde gezeigt, daß das Chlorophyllhydrosol am besten mit der natürlichen Formart in den Chloro-

¹⁾ LEPESCHKIN, 1911, CLOWES, 1914, CZAPEK, 1914. Siehe Abschn. Cytoplasma.

²⁾ WO. OSTWALD, 1917, S. 115 f.

³⁾ Siehe WILH. OSTWALD, Grundriß d. allgemeinen Chemie. 4. Aufl., 1909, S. 328.

⁴⁾ Siehe u. a. HERZOG in OPPENHEIMER, 1913, S. 873 ff.

plasten übereinstimmt. — Auch bei der Bindung zwischen Antikörper und Toxin dürften Adsorptionsvorgänge eine Rolle spielen¹⁾.

Eine andere für das Leben bedeutungsvolle Eigenschaft der Kolloide ist ihre Empfindlichkeit gegen Elektrolyte und Nichtelektrolyte, kurz gegen die Einwirkung anderer gelöster Körper. Schon die reversible Umwandlung Sol-Gel wird durch Gegenwart von Salzen weitgehend beeinflusst und zwar nach Maßgabe der sogen. additiven Wirkung derselben²⁾. Da die Zelle viele Salze enthält, muß dies auf die Konsistenz des Plasmas rückwirken und man kann überhaupt sagen, daß die Anwesenheit der Salze für das Erhalten eines geeigneten Zustandes der Zellkolloide unentbehrlich ist. Die bemerkenswerten Resultate, die man bei Kultur von Seetieren und Pflanzen in destilliertem Wasser und in verschiedene Salze enthaltenden Nährlösungen bekommen hat, lassen sich nur unter Bezugnahme auf diese Verhältnisse befriedigend erklären. Auch die „Nährsalze“ der Pflanzen haben also nicht schlechthin die Bedeutung als Stoffkomponente für den Aufbau der lebenden Substanz, sondern stellen zum Teil formale Bedingungen dar.

Die Ausfällung von Kolloiden wird wie erwähnt durch Salze bewirkt, obwohl die Emulsionskolloide, zu denen die meisten Zellstoffe gehören, recht hohe Konzentrationen ertragen. Auch Eiweiß wird durch Salze von Alkalimetallen und Magnesium erst in großen Konzentrationen gefällt, ist dagegen sehr empfindlich gegen Schwermetallsalze. Das Aussalzen in Kälte mit Alkalisalzen ist ein reversibler Vorgang und dürfte daher im normalen Zellbetrieb eine Rolle spielen. Wie oben erwähnt, ist die Grenze zwischen Gelbildung, Entmischung und Ausfällung nicht scharf zu ziehen³⁾. Es kommt in allen diesen Fällen wie auch bei der Quellung auf Änderung des Wassergehalts der Phasen an⁴⁾. Daß auch die Viskosität durch Salze und Ionen beeinflusst wird, leuchtet ein. Es erhellt, welch einen großen Einfluß Kolloidphänomene auf die Plasmaströmung und die intrazellularen Verlagerungen haben müssen. Da auch die Zelloberfläche kolloidal ist, haben die durch die Salze und Ionen sehr beeinflussten Quellungsvorgänge höchstwahrscheinlich einen großen Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit usw. Nicht nur die Struktur des einfachen Plasmas, sondern die Entstehung spezieller Zellbestandteile, Fibrillen, Cilien usw. und alle im Plasma und an den Zellen beobachteten Bewegungserscheinungen dürften vielfach eben auf einmalige oder periodisch einsetzende Wirkung von Dispersoiden und namentlich Ionen auf den Zustand der Zellkolloide zurückzuführen sein.

Zu den Beständigkeitsbedingungen der Kolloide gehören auch die von anderen Kolloiden ausgehenden Schutzwirkungen. Am auffallendsten ist der Schutz gegen Ausfällung, die ein Emulsionskolloid auf ein Suspensionskolloid oder grobe Suspensionen ausübt. Man faßt die Schutzwirkung so auf, daß das Emulsionskolloid an die Teilchen der Suspension adsorbiert wird und so eine schützende Hülle darstellt. In der Zelle dürften diese Verhältnisse nicht ohne Bedeutung sein für die Erhaltung der „Körner“-Struktur, bzw. der mikroskopischen Struktur

¹⁾ Vgl. HÖBER, 1914, S. 344.

²⁾ Vgl. z. B. FREUNDLICH, 1909, S. 418 ff.

³⁾ SPIRO (1904) faßt die Eiweißfällung als Entmischung eines zweiphasigen Systems auf.

⁴⁾ Vgl. FREUNDLICH, 1909, S. 421.

überhaupt. Auch unter den feineren Dispersiden ist Schutzwirkung ein sehr gewöhnliches Phänomen.

Bedeutungsvoll für das Leben ist auch die elektrische Ladung der Kolloide und ihre Fähigkeit, den Sinn der Ladung bei Zusatz von Ionen zu verändern. Die elektrischen Eigenschaften der Kolloide haben Bedeutung nicht nur für alle oben erwähnten Vorgänge, die dann speziell durch Ionen beherrscht werden, sondern z. B. auch für den Stoffaustausch (Ionenpermeabilität). Inwieweit die Ladung an sich für Bewegungsvorgänge im Plasma mitspielen könnte, bleibt noch ungewiß; es hat allerdings nicht an Versuchen gefehlt, die Kernteilung, besonders die Wanderung der Chromosome, aus elektrischen Erscheinungen zu erklären (PENTIMALLI).

Eine Eigentümlichkeit stark hydrophiler Kolloide ist das spontane Altern, die sogen. Hysteresis, die sich in allmählicher Ausflockung äußert. Möglicherweise kommt diese Erscheinung für das Entstehen physiologischer Alterszustände in Betracht¹⁾. In der tätigen Zelle findet jedenfalls eine Selbsterneuerung statt, die die Hysteresis verhindert. Eine andere bemerkenswerte Erscheinung ist das sogen. DANYSZ-Phänomen²⁾, das darin besteht, daß die Geschwindigkeit von Kolloidreaktionen, z. B. Fällung oder gegenseitige Bindung, von der Geschwindigkeit, mit welcher das Reagens zugesetzt wird, abhängt. Bei langsamer Beimischung kann man von einer Art Gewöhnung sprechen.

Die in Emulsionskolloiden wegen der großen Oberflächenentwicklung aufgespeicherte Oberflächenenergie wird bei Aggregation der Teilchen frei; umgekehrt gewinnt eine Suspension durch Übergang in einen feineren Dispersionsgrad an Oberflächenenergie. Da die Plasmakolloide zu den charakteristisch labilen Dispersiden zählen, dürften solche Änderungen der Formart wegen des hiermit verbundenen Energieumsatzes bei vielen Lebensprozessen mitspielen, z. B. bei den Bewegungen der Muskelfasern³⁾, Cilien usw. Mit solchem Wechsel der Formart ist natürlich eine entsprechende Änderung der Ultrastruktur verknüpft. Tatsächlich verraten dies die Geißeln, bei deren Tätigkeit periodische Änderungen des optischen Verhaltens (siehe Abschn. II) beobachtet werden. Überhaupt dürfte diese Fähigkeit der Plasmakolloide, Energie durch Formartänderungen aufzuspeichern und abzugeben, für den lebenden Betrieb sehr bedeutungsvoll sein.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Lebenserscheinungen der Zelle ohne Bezugnahme auf die Eigenschaften der Kolloide sicher nicht verständlich wären. Auch wenn im Speziellen nicht so viele vitale Prozesse als typische Kolloidphänomene restlos aufgeklärt sind⁴⁾, so verhelfen uns doch die derzeitigen Kenntnisse zu einer befriedigenden Allgemeinvorstellung von der Beschaffenheit der lebenden Substanz. Und die obige kurze Übersicht zeigt, daß die Kolloidlehre für das Verständnis der Plasmastruktur ebenso wichtig ist wie für die Zellulärphysiologie. Besonders wichtig ist auch der in der Kolloidchemie erbrachte

¹⁾ A. V. TSCHERMAK, 1916, S. 96.

²⁾ DANYSZ, 1902.

³⁾ PARNAS, 1915.

⁴⁾ Auch die von LIESEGANG beobachtete Zonenbildung in kolloidalen Medien hat einstweilen nur die Bedeutung von einem Simulacrum. R. LIESEGANG, 1909, 1911 a, b, c. KÜSTER, 1913.

Nachweis des engen dynamischen Zusammenhangs zwischen Form (Struktur) und Funktion, auf den wir im folgenden Paragraphen etwas näher einzugehen haben. Überhaupt stellt der Kolloidcharakter der wichtigsten organischen Bestandteile des Protoplasmas infolge seiner Veranlagung zu relativ reversiblen Zustandsänderungen einen wesentlichen Faktor für die vitale Labilität dar.

3. Konsistenz, Oberflächenspannung, vektoriale Struktur (Kristallinität). Eine allgemeine Bedeutung für das Protoplasma kommt den hydrophilen Kolloiden zu auf Grund ihrer Eigenschaft, die Viskosität zu erhöhen und somit die bekannte zähflüssige Konsistenz zu veranlassen, die in einen mehr leichtflüssigen oder aber festeren Zustand regulativ übergeführt werden kann. Die Reihe Sol—Gel—Fällung, von der namentlich das erste Glied völlig reversibel ist, spielt bei dem physikalischen Verhalten des Plasmas eine ausschlaggebende Rolle. Auch die gröbere Schaumstruktur (Wabenstruktur) hat, wie vorher erwähnt, dank des Überhandnehmens der Oberflächenspannung, eine große Bedeutung für die Erhöhung der Viskosität.

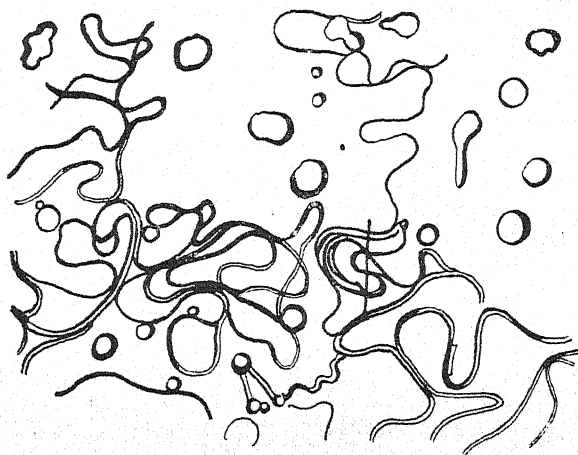


Fig. 95. Fließende Kristalle von Zimtsäureester.
Nach LEHMANN 1906.

Die hydrophilen Kolloide wie auch viele echtgelöste Stoffe erniedrigen im allgemeinen die Oberflächenspannung des Wassers. Laut GIBBS-THOMSONS Theorem, das besagt, daß Stoffe, die die Oberflächenspannung erniedrigen, in die Oberfläche der Lösung hineingehen und sich hier anreichern, neigen die Plasmakolloide zur Bildung fester, manchmal elastischer Oberflächenhäutchen, was noch mehr zur Verfestigung der Waben, Netze usw. im Plasma beiträgt und wodurch ja auch der Stoffaustausch bedeutend herabgesetzt werden kann. Nicht nur an der äußeren Grenze der Zelle, sondern auch um Kern und Plastiden wie um viele Kleinstrukturen gibt es mehr oder weniger widerstandsfähige, häufig unsichtbare Häute, die formerhaltend und stofflich partiell isolierend wirken dürften.

Trägt also die Oberflächenspannung direkt und indirekt in wesentlichem Grad zur Stabilisierung der zellulären Struktur bei, so ist sie andererseits die treibende Kraft bei den meisten Bewegungsvorgängen im Plasma. Die gestaltende Fähigkeit dieser Energieart nimmt ja mit Verkleinerung der Dimensionen zu. Aus lokaler Verminderung, bezw. Erhöhung der Oberflächenspannung hat man seit den achtziger Jahren die amöboiden Bewegungen, die Plasmaströmung usw. zu erklären versucht.

Noch lebhafter sind vielfach die Bewegungen der Kleinstrukturen. Wenn in allen diesen Fällen die Oberflächenspannung als die treibende Kraft der Gestaltsänderung anzusehen ist, so bleiben natürlich noch die (chemischen) Ursachen, die die lokale Abänderung der Spannung erst bewirken, zunächst unbekannt. Über die Beweise für die flüssige Konsistenz des amöboid bewegten und strömenden Plasmas wird im Abschnitt Cytoplasma berichtet.

Außer der Oberflächenspannung gibt es im Plasma andere gestaltende Kräfte, die als vektorielle (kristallinische) Beschaffenheit zusammengefaßt werden können. Die Oberflächenspannung strebt nach Abrundung, nach Erzielung sphärischer Flächen, die vektoriellen Kräfte, die als räumlich anisotrope Attraktion der Moleküle vorzustellen sind, zwingen kristallinische Formen, also ebene Flächen hervor. In neuerer Zeit ist nachgewiesen worden, daß die Tendenz der Moleküle zu vektorieller Anordnung sehr verbreitet ist, ja einige Forscher, wie v. WEIMARN, behaupten, daß der kristallinische Zustand für alle Stoffe charakteristisch ist und daß es in der Natur überhaupt keine amorphen Körper gibt¹⁾. Wenn auch wohl diese Auffassung zu weit zu gehen scheint, so ist doch tatsächlich mittels besonderer Methoden (polarisiertes Licht) vektorielle Struktur in vielen Fällen nachgewiesen, wo solche nicht in der äußeren Form hervortritt, z. B. in echten und kolloidalen Lösungen, in pflanzlichen Zellhäuten usw.

Bei kleinen Dimensionen kommt aber die vektorielle Tendenz in Streit mit der Oberflächenspannung, die bei ultramikroskopischen Teilchen ja kolossale Werte erreicht. Deshalb treten Zwischenbildungen zwischen Tröpfchen und Kristallen bei der im Mikroskop verfolgten Kristallisation vieler Körper auf²⁾. Die anfangs entstehenden kleinen kugeligen Gebilde (Globuliten) beginnen erst, wenn sie eine gewisse Größe erreicht haben, kristallinische Formen anzunehmen. So entstehen Kristalle mit abgerundeten Ecken usw.³⁾.

Von größtem Interesse sind auch die an solchen „flüssigen Kristallen“ beobachteten Bewegungsvorgänge und ihre manchmal absonderlichen Formen (Fäden usw.), ferner die Tatsache, daß sie verschmelzen können oder aber sich teilen und wachsen oder endlich zu Waben, Myelinformen usw. zusammentreten können⁴⁾. Höchstwahrscheinlich spielt im Bereich der mikroskopischen Struktur des Protoplasmas dieses Wechselspiel zwischen Oberflächenspannung und vektorieller Anordnung eine beträchtliche Rolle. Im speziellen lassen sich allerdings nur Vermutungen aussprechen. Dinge, wie die Centrosphären bei den Diatomeen, die bei der Kernteilung einen eigentümlichen Formenzyklus durchmachen, könnten sehr wohl vektorielle Eigenschaften besitzen. Gleiches gilt von vielen beweglichen Fäden im Protoplasma.

Andererseits lehrt das Verhalten der Zellhäute und der Stärkekörner, daß die äußere Form in keinem näheren Zusammenhang mit der kristallinen Natur der sie aufbauenden Teilchen steht. Man kann daher auch nicht ohne weiteres behaupten, daß Fibrillen, Cilien usw. Ausschläge eines vektoriellen Anordnungsbestrebens der Moleküle wären, sondern

¹⁾ v. WEIMARN (besonders 1910); vgl. auch LEHMANN 1888, S. 716 ff.

²⁾ Siehe WILH. OSTWALD, 1909, S. 1040 ff.; W. OSTWALD, 1917, S. 72 ff.

³⁾ v. WEIMARN (1908, Taf.).

⁴⁾ Siehe u. a. BÜTSCHLI, 1898; G. QUINCKE, 1902; O. LEHMANN, 1906.

muß dem Protoplasma die Fähigkeit einräumen, bestimmte Anordnungen von Molekülverbänden („Mizellen“) zu bewirken. Dieses spezifisch gelenkte Aggregationsvermögen tritt namentlich an den Stärkekörnern klar zutage: Diese erhalten ja in verschiedenen Pflanzenarten häufig eine sehr charakteristische Form, die erst unter abnormen Bedingungen (wie in VÖCHTINGS Rübenknollen, vgl. S. 116) in bestimmter Weise abgeändert wird. Gleiches gilt für die Cystolithen, die Zellwandverdickungen usw. Ob man dann diese speziell organische Gestaltungsfähigkeit eine Art von höherem Kristallisationsvermögen nennen will oder nicht, ist ein Streit um Worte. Jedenfalls kann die organische Formbildung überhaupt in keiner Weise auf die generellen vektorialen Eigenschaften der Moleküle zurückgeführt werden, wie dies einige Forscher im Anschluß an die PFLÜGERSche Protoplasma-molekülhypothese versucht haben¹⁾.

4. Physikalische Organisation und Formbildung. Die organische Formbildung kann, wie gesagt, in speziellen Fällen auf bestimmter Anordnung von Molekülverbänden, also auf einem bestimmten Aggregationsvermögen beruhen. Betreffs der Protoplasmastrukturen hat man immer, neben den reinen Molekularkräften (Oberflächenspannung, Viskosität, Kristallinität), mit diesem spezifisch gelenkten Aggregationsvermögen zu rechnen. Gleiches gilt für die Zellhautstrukturen, wie auch überhaupt für die Form der Zellmembran, die ja häufig nicht durch einfache Spannungs- und Dehnungserscheinungen erklärt werden kann (vgl. S. 108). Sowohl die Einlagerung (Intussusception) wie die Auflagerung (Apposition) von organischen Partikeln geht in den meisten Fällen von zellulärer und intrazellulärer Formbildung nach bestimmten Regeln vor sich, die an die Gesetze der Kristallisation erinnern. Ich erinnere an Wandleisten, an die zylindrisch wachsende Wand von Algenfäden, an die ebenen Wände der Sklerenchymzellen usw.

Ein wesentlicher Teil von den ontogenetischen Vorgängen, die man unter dem Begriff Strukturbildung fassen kann (dritte Phase der Organbildung nach SACHS (1887, S. 45)), beruht somit auf einem orientierten Wachstum fester organischer Bildungen. Gehen wir dagegen zu der äußeren Ausgestaltung, zu den Vorgängen, die den eigentlichen Habitus erzeugen und welche SACHS als erste und zweite Phase der Organbildung unterschied, so begegnen wir einer in gewissen Bahnen gelenkten, in gewissen Richtungen fortschreitenden Zunahme von „embryonaler Substanz“ (Protoplasma, Zellstoff), die von den vorhin beschriebenen Strukturbildungsvorgängen darin abweicht, daß nicht Teilchen (Mizelle) organischer Substanz nach gewissen Regeln feste Verbände eingehen, sondern eine Vermehrung in gewissen Richtungen von dem mehr oder weniger flüssigen Protoplasma überhaupt geschieht. Die für die äußere Formbildung maßgebenden inneren Ursachen entziehen sich ebenfalls unserer Kenntnis. Wir wissen nichts über die inneren Ursachen, welche das Entstehen der Blatt- und Sproßanlagen als kleine Höcker am Vegetationspunkt bedingen. Daß sowohl die Strukturbildung wie die äußere Formbildung von Außenbedingungen und auch funktionell (korrelativ) beeinflusst werden

¹⁾ So denkt sich H. v. EULER, 1908, die Ausbildung von Stamm und Wurzel als „ein chemisches Aufbauen von den langen Atomketten orientierter Proteinmoleküle an zwei entgegengesetzten Enden“!

kann, berührt kaum das Problem der inneren Ursachen. Nur so viel kann gesagt werden, daß die richtenden inneren Ursachen (interne morphogene Reize) von mannigfaltiger sowohl rein chemischer als chemisch-physikalischer Art sein dürften und daß man hier Kausalzusammenhängen begegnet, die weit über dem Gebiet der einfachen Molekülanordnungen liegen. Die Vermehrung des gesamten Protoplasmas, bezw. die Zellbildung, ist auch ein sehr komplizierter Vorgang, woran sich die gesamte physikalische und chemische Organisation beteiligt. Wir sind nicht imstande, diesen Vorgang auch nur einigermaßen (sogar analogienweise) zu durchschauen. Die Konsistenz und die anderen physikalischen Eigenschaften der lebenden Substanz erscheinen nur als eine notwendige Vorbedingung der äußeren Formbildung überhaupt.

B. Die allgemeine chemische Organisation.

1. Die chemische Heterogenität des Plasmas. Physikalisch wurde das Protoplasma als ein heterogenes, komplexes System koexistierender Phasen charakterisiert (S. 185). Eine solche Beschaffenheit ist die natürliche Vorbedingung einer weit getriebenen chemischen Heterogenität, da wohl in einer gleichförmigen Lösung eine solche Mannigfaltigkeit von chemischen Reaktionen und eine solche bemerkenswerte Gliederung des Zellstoffwechsels, wie man namentlich auf Grund des Regulationsvermögens annehmen muß, schwerlich denkbar wäre. Mit einer Verteilung des Stoffkapitals auf differente Strukturen (Phasen) wird erst eine chemische Organisation gewonnen. Aber umgekehrt wäre wohl eine so hohe physikalisch-strukturelle Komplexität des Plasmas kaum denkbar, wenn es aus bloß einem oder wenigen chemischen Stoffen bestände. Die physikalische und die chemische Organisation sind daher sozusagen aus einem Guß entstanden, und es gelingt nicht, nur die eine, mit Ausschluß der andern, zu beschreiben.

Da das Protoplasma ursprünglich als morphologischer Begriff aufgestellt wurde, so neigten mehrere Forscher dazu, es auch chemisch einfach aufzufassen. So entstanden die Vorstellung PFLÜGERS (1875) von der Zelle als einem Riesenmolekül, HANSTEINS (1880, S. 25) Begriff „Protoplastin“ usw. Diese Auffassungen haben das gemeinsam, daß sie die mannigfachen Lebensäußerungen des Protoplasmas an die chemische Konstitution eines bestimmten Stoffes bezw. einer Stoffgruppe gebunden denken. Dieser hypothetische „lebende Stoff“ wird dann entweder mit den gesamten Lebereigenschaften ausgerüstet, wie nach der Auffassung von PFLÜGER und HANSTEIN, oder er wird in Hypothesen späterer Zeit wenigstens als der mit den wichtigsten Grunderscheinungen des Stoffwechsels betraute essentielle Lebens-erzeuger („Biogen“) aufgefaßt, neben dem den übrigen im Protoplasma nachgewiesenen Stoffen nur eine untergeordnete Rolle im Betrieb zukommt¹⁾. Als moderne Ableger dieser chemisch-konstitutionellen Erklärungsweise des Lebens erscheinen die Bestrebungen, die charakteristische chemische Labilität des Protoplasmas durch Annahme be-

¹⁾ Zu nennen sind hier: O. LOEW, 1906, 1914; W. DETMER, 1883, S. 153; VERWORN, 1903; R. NEUMEISTER, 1903.

stimmter ausgesprochen labiler Stoffe bezw. von Fermenten begreiflich zu machen. Es ist hier nicht der Ort, auf solche mehr oder weniger wahrscheinliche Theorien kritisch einzugehen¹⁾).

Gegenüber derjenigen Gedankenrichtung, die das Plasma nicht nur morphologisch, sondern auch chemisch als ein einheitliches Ding, als „lebendes Eiweiß“, bezw. aus „lebenden Protoplasmamolekülen“ und dgl. bestehend auffaßt, stand schon frühzeitig die von SCHLEIDEN, BRÜCKE, HOFMEISTER, SACHS u. a. vertretene Auffassung, daß das Protoplasma eine Stoffmischung darstellt und daß kein Grund vorliegt, die Lebenseigenschaften nur bestimmten Stoffen beizulegen. Besonders klar drückte dies BRÜCKE aus, indem er betonte, daß wir „diejenigen Erscheinungen, die wir als Lebenserscheinungen bezeichnen, am Eiweiß als solchem durchaus nicht wahrnehmen“ und daß wir „den lebenden Zellen, abgesehen von der Molekularstruktur der organischen Verbindungen, welche sie enthalten, noch eine andere und in anderer Weise komplizierte Struktur zuschreiben müssen“. BRÜCKE verlegt also das Wesen des Lebens in die physikalische und chemische Organisation des Plasmas²⁾. Die neuere Forschung ist ihm hierin gefolgt.

Eine sichere Entscheidung über die chemisch homogene oder heterogene Natur des Protoplasmas konnte natürlich erst auf biochemischem Wege stattfinden. Aus der physikalischen Heterogenität konnten keine sicheren Schlüsse gezogen werden, und wir sehen auch z. B. HANSTEIN (1880, S. 38) behaupten, daß die Gerüstsubstanz und das Enchylema „nur Formen des gleichen Protoplastins sind, die nur durch ihren Wassergehalt voneinander abweichen“! Erst die chemischen Analysen REINKES vom Myxomycetenplasma brachten über die komplexe chemische Natur des Protoplasmas völlige Klarheit, wenn auch natürlich damals (1880) namentlich die Eiweißchemie nicht sehr fortgeschritten war³⁾. Spätere Untersuchungen haben REINKES Ergebnisse und Schlüsse bestätigt und gezeigt, daß außer verschiedenen Proteiden und Nucleoproteiden Lecithin, Cholesterin, Aminosäuren usw. stete Vorkommnisse im Protoplasma sind⁴⁾.

Die wichtige Frage, welche Stoffe oder Stoffgruppen für das Leben unentbehrlich sind und welche nur akzessorisch vorkommen, bleibt auch heute noch größtenteils unbeantwortet. Teils befindet sich die Biochemie noch in den Anfängen, und erst nach und nach gelingt es ihr, unter Aneignung physiologischer Methodik in den feineren Chemismus des lebenden Protoplasmas einzudringen⁵⁾; teils können ja Stoffe als Zwischenglieder von Reaktionsketten eine außerordentlich große Rolle spielen, obwohl ihre freie Menge so klein ist, daß sie die Analysenkunst vereiteln (beispielsweise der in der BAYERSchen Assimilationshypothese postulierte Formaldehyd); bei der Umwandlung Stärke \rightleftharpoons Öl in Samen mißlingt der Nachweis von Zucker, der doch wohl als Zwischenprodukt vorhanden sein muß. Wir müssen uns

¹⁾ Siehe z. B. A. TSCHERMAK, 1916, S. 18 f.; CZAPEK, 1913, S. 23, 65.

²⁾ E. BRÜCKE, 1861, S. 59; SCHLEIDEN, 1861, S. 136; HOFMEISTER, 1867, S. 1.

³⁾ J. REINKE und RODEWALD, 1881; REINKE, 1911, S. 248 ff. Vgl. auch DRECHSEL, 1881.

⁴⁾ Siehe z. B. CZAPEK, 1913, S. 23 ff.; E. ZACHARIAS, 1910; A. KANITZ, 1909.

⁵⁾ Ein schönes Beispiel biochemisch-physiologischer Forschung sind z. B. die neuesten Arbeiten WILLSTÄTTERS über die Assimilation der Kohlensäure.

deshalb zurzeit häufig mit der Feststellung rein quantitativer Verhältnisse zufriedenstellen, indem wir z. B. sehen, daß Zucker oder ätherisches Oel usw. nicht in jeder lebenden Zelle in nachweisbarer Menge vorzukommen braucht. Die schon vorliegenden Analysen von Organen und Zellen zeigen auch, daß die relativen Mengenverhältnisse der Plasmastoffe auch in embryonalen Teilen sehr wechseln können.

Betreffs der Hauptreaktionen des Stoffwechsels, also Assimilation, Atmung, Reservestoffbildung, sind wir dagegen imstande, rein qualitative Unterschiede, also teils Lücken im Betrieb (z. B. chlorophyllose Zellen), teils Typusunterschiede anzugeben (z. B. verschiedene Atmungsmodi unter niederen Organismen, verschiedene Arten von Reservenernährung bei Pilzen und grünen Pflanzen, verschiedenes Vermögen Antitoxine zu bilden usw.).

Einen allgemeinen Rückschluß auf chemische Unterschiede in verschiedenen Plasmen gestattet die Verschiedenartigkeit der Lebereigenschaften überhaupt — insofern man sich auf den Boden einer chemisch-physikalischen Lebensklärung stellt. Allerdings darf man nicht vergessen, daß auch die physikalische Organisation bei der Ausmodellierung von Artdifferenzen ihr Wort spricht. So sagt FR. HOFMEISTER¹⁾ mit Recht, daß es nicht nötig ist, zu der Annahme zu greifen, daß jede Tier- und Pflanzenspezies etwa ihre eigenen Eiweißkörper und dgl. besäße, sondern quantitative und kapillarchemische Differenzen genügen vielleicht vielfach, um die Formverschiedenheiten zu erklären. Es sei in diesem Zusammenhang nochmals auf die Formen der Stärkekörner verwiesen (vgl. S. 194).

Wegen unserer erwähnten Unkenntnis des chemischen Materials, das qualitativ gesprochen das Minimumkapital der lebens- und entwicklungsfähigen Zelle (also der Idioplasten [vgl. S. 67]) darstellt, bleibt auch die Einteilung in eigentliches und „ergastisches“ Plasma, bezw. die Unterscheidung von „Metaplasmata“ (s. S. 65) nur von quantitativ-anatomischem Wert. Wieviel man von der lebenden Substanz wegnehmen kann, ohne daß diese zu leben aufhört, hierüber haben wir nur sehr ungenaue Erfahrungen, die sich auf Sektionsversuche stützen und nur die Unerläßlichkeit der Zellorgane beweisen (S. 76, 155). Der Theorie vom Protoplasma als einem heterogenen chemischen System muß eine Trennung der Plasmastoffe in mehr oder weniger „wesentliche“ immer schwer fallen, eben weil alles so sehr zusammenhängt. Viel einfacher stellt sich natürlich die Frage für die Biogenhypothesen, laut denen nur ein oder wenige Stoffe den eigentlichen „Lebensträger“ vorstellen. Leider ist es wenig wahrscheinlich, diese angeblich einfache „lebende Substanz“ zu sehen zu bekommen. Der sicherste Boden bleibt die Theorie der Mehrphasigkeit und chemisch-reaktionellen Gliederung der lebenden Substanz.

2. Die chemischen Bausteine des Protoplasmas²⁾. Die älteren groben Analysen von Pflanzenteilen ergaben nichts mehr als die Vorstellung von den Elementen, die die Pflanze aufbauen.

¹⁾ FR. HOFMEISTER, 1901, S. 23; CZAPEK, 1913, I, S. 65.

²⁾ Eingehender handeln hierüber Werke wie CZAPEK, 1905 u. 1913; H. EULER, 1910; A. v. TSCHERMAK, 1916, T. 1, S. 157 ff.; O. HAMMARSTEN, 1914; vgl. auch A. MEYER, 1920. Im folgenden wird nur eine kurze Übersicht gegeben.

Der erste eingehendere Versuch, die chemischen Verbindungen, die das Protoplasma zusammensetzen, zu erforschen, war REINKES Untersuchung über das Plasmodium von *Fuligo varians*¹⁾. Er fand in der Trockensubstanz nach Abzug des akzessorisch in großer Menge vorkommenden Calciumkarbonates:

Phosphor-Proteide (Plastin und Nuclein, davon letzteres sehr wenig)	40 %
Eiweiß und Fermente (Pepsin)	15 %
Nucleinbasen, Ammoniumkarbonat, Asparagin und Lezithin zusammen	2 %
Kohlehydrate (Zucker und Glykogen)	12 %
Fette	12 %
Cholesterin	2 %
Harz	1,5 %
Calciumacetat, -formiat, -oxalat	0,5 %
Phosphorsaure und andere anorganische, namentlich Kaliumsalze	6,5 %
Unbestimmte Substanzen	6,5 %

Die Hauptmasse des Protoplasmas stellen die Eiweißstoffe im weitesten Sinn vor. Doch sind diese nicht die einzigen Konstituenten. Die Mengenverhältnisse der Plasmabausteine können natürlich sehr schwanken, je nach Alter und Art der Zellen, aus denen das Protoplasma stammte. So sind z. B. junge Fruchtkörper von *Fuligo* reich, reife, sporenhaltige dagegen arm an Cholesterin (REINKE 1881, S. 179). In den spezialisierten Zellen höherer Pflanzen verschieben sich natürlich die prozentuellen Mengenverhältnisse häufig sehr zuungunsten der Eiweißkörper (z. B. im Speichergewebe, Ölbehältern usw.), man darf aber hier zwischen eigentlichem Plasma („Organplasma“ REINKES²⁾) „primäres“ oder „wesentliches“ Plasma nach KOSSEL 1891) und Metaplasma („Reserveplasma, Ergänzungs- und Nahrungsplasma, Zersetzungsprodukte“) unterscheiden.

Bei allen chemischen Analysen des Lebenssubstrates ist zu bedenken, daß die Wichtigkeit eines Stoffes für den Stoffwechsel selbstverständlich nicht nach seiner prozentischen Menge zu beurteilen ist, deshalb ist es ein unrichtiger Schluß, wenn mehrere Forscher z. B. die nativen Eiweißkörper für weniger bedeutungsvoll für das Zelleben als die Proteide halten, weil die Analyse häufig ein negatives Resultat gibt. Sie könnten doch unerläßliche Glieder einer Synthesenkette sein, ebenso wie man Formaldehyd als erstes Assimilationsprodukt annimmt, obwohl er in den Zellen noch nicht nachgewiesen wurde. Die chemische Analyse, mag sie quantitativ oder qualitativ vorgehen, gibt keine sicheren Haltpunkte für die größere oder geringere „Wichtigkeit“ eines Stoffes; es ist sogar nicht undenkbar, daß außer den bekannten 12 Grundstoffen, die sich in jedem Plasma nachweisen lassen, noch einige andere nicht weniger unerläßlich für das Leben sind, obwohl sie in analytisch unscheinbaren Mengen auftreten.

¹⁾ REINKE, 1881—1883, 1911, S. 258. Vgl. auch SASNOWSKI, 1899, S. 267 (*Paramacium*), EMMERLING, 1909, S. 372 (*Nostiluca*).

²⁾ REINKE, 1911, S. 255, vgl. S. 65.

Aus den erwähnten Gründen ist eine scharfe Trennung von unerläßlichen und akzessorischen Bestandteilen des Protoplasmas nicht tunlich. Die Mehrzahl der Forscher stimmen jedoch darin überein, Eiweißstoffe (namentlich Proteide), Aminosäuren, Fette (besonders Phospholipoide und Stearinolipoide), Kohlehydrate (Zucker) und Salze anorganischer und organischer Säuren zu den unerläßlichen Konstituenten des funktionierenden Plasmas zu zählen, während Glukoside, Alkaloide, Harze und ätherische Öle sowie Farbstoffe zu den mehr entbehrlichen und nur in spezialisierten, für gewisse Zwecke eingerichteten Zellen auftretenden Verbindungen gehören. Am vorsichtigsten sagt man wohl, daß die letzteren Stoffe nicht in embryonalen Zellen in meßbaren Mengen aufzutreten pflegen, daß sie folglich keine wichtigen Massenbestandteile des Idioplasten vorstellen. — Eine ganz abweichende Stellung nimmt A. MEYER (1920) ein, indem er überhaupt alle chemisch nachweisbaren Bestandteile des Protoplasten nicht mit zu der „vererbaren Maschinenstruktur“ rechnet, sondern diese von einem hypothetischen Stoff „Vitil“ getragen sein läßt.

a) Eiweißstoffe (Proteine)¹⁾. Diese die Hauptmasse des Protoplasmas bildenden Stoffe sind wegen ihrer großen Artverschiedenheit und teilweise außerordentlich hohen chemischen Komplikation noch sehr unvollkommen bekannt. Die chemische Erforschung wird schon dadurch erschwert, daß mit Ausnahme von Casein, den Protaminen und möglicherweise einigen Pflanzenproteiden, kaum irgendein Eiweißstoff wirklich rein, d. h. als chemisches Individuum, erhalten wurde²⁾. In der Regel hat man es mit Mischungen zu tun und dies dürfte u. a. die Ursache des manchmal schwer entzifferbaren chemisch-physikalischen Verhaltens der Proteinlösungen sein (s. unten).

Insofern wir es mit Pflanzenprotoplasma zu tun haben, gibt es etwa folgende, deutlich unterscheidbare Gruppen der Eiweißkörper³⁾:

- I. Einfache (genuine, primäre, native, echte) Proteine:
 1. Albumine
 2. Globuline
 3. Alkohollösliche Pflanzenproteine.
- II. Eiweißsalze bzw. Salz-Eiweißverbindungen.
- III. Abbauprodukte einfacher Proteine: Albumosen, Peptone, Polypeptide.
- IV. Zusammengesetzte Proteine (Proteide):
 1. Phosphoproteide (Nukleoalbumine)
 2. Nukleoproteide.

Von den einfachen Eiweißkörpern, die nicht Phosphor, wohl aber Schwefel enthalten, kommen im Zellsaft Albumine und Globuline gelöst vor. Die Lösung wird durch die Anwesenheit von Salzen bedingt (vgl. S. 191). Auch im eigentlichen Plasma finden sich zweifelsohne Proteine, obwohl sie hier gegenüber den Proteiden in zweiter Linie kommen dürften⁴⁾. REINKE erhielt Globulin im Preßsaft von *Fuligo*-Plasmodien. In spezialisierten Zellen (Speichergewebe) kann der Gehalt an Proteinen sehr groß sein. So besteht die Hauptmasse der Aleuronkörner der Samen aus einfachen Proteinen (Edestin, Legumin, Zein, Avenin usw.) bzw. Phytoproteinen, eventuell in Verbindung mit Ca- oder Mg-Salzen, in welchem Falle sie Kristalle bilden (OSBORNE, 1909, 1910).

Den Hauptanteil des Zelleiweißes bilden die aus Eiweiß und einer leicht abspaltbaren nicht eiweißartigen Gruppe bestehenden Proteide⁵⁾. Bei den Phospho- und

¹⁾ Vgl. außer den früher zitierten Arbeiten namentlich COHNHEIM (1911).

²⁾ T. B. ROBERTSON, 1912, S. 28.

³⁾ COHNHEIM, 1911, S. 174. HAMMARSTEN, 1914, S. 86.

⁴⁾ SASNOWSKI, 1899, vermiste in *Paramaecium* die einfachen Proteine gänzlich. Vgl. auch A. SCHMIDT, 1892, S. 148 ff. HAMMARSTEN, 1914.

⁵⁾ Siehe MANN und COHNHEIM, 1906.

Nucleoproteiden enthält diese Gruppe Phosphor. Die bei den Pflanzen spärlich vorkommenden Glykoproteide haben eine an Eiweiß gebundene Kohlehydratgruppe. Zu den phosphorhaltigen Proteiden gehört wohl REINKES Platin (S. 199), obwohl dessen weitere Natur unbekannt ist. Auch über die mikrochemisch unterschiedenen Stoffgruppen „Platin“, „Nuclein“ u. a. weiß man sehr wenig, da sie namentlich auch makrochemisch nicht identifiziert sind¹⁾. Nach ZACHARIAS (1909, S. 223 f.) bilden die in künstlichem Magensaft löslichen Stoffe (die unter dem Begriff Platin geführt werden) die Hauptmasse des Cytoplasmas, der Nucleolen und Leukoplasten. Die Hauptmasse des Karyotins besteht aus „Kernnuclein“, welcher Körper mit dem sogen. löslichen Nuclein MIESCHERS identifiziert wird. Tiefere Einblicke in den Aufbau der Zelle sind freilich auf diesem Wege noch nicht zu erwarten.

Eine kritische Übersicht der Mikrochemie der Eiweißkörper liefert A. MEYER (1920, S. 62, 488). Vgl. auch MOLISCH (1913), TUNMANN (1913). MEYER (1920, S. 494) präzisiert die Schwierigkeit, mit denen die Mikrochemie zu kämpfen hat, folgendermaßen:

„Die Ergebnisse der mikrochemischen Untersuchungen sind immer erst einer sorgfältigen Kritik zu unterwerfen, ehe man sie zu Schlüssen verwertet. Hauptsächlich sind folgende Punkte zu beachten. 1. Die mikrochemischen Reaktionen finden, wenn man sie mit lebensfrischen Zellen anstellt, immer im Beisein von zahlreichen in Zellsaft usw. gelösten Stoffen statt, z. B. Salzen, Gerbstoffen, Säuren, welche die Reaktionen beeinflussen können. 2. Die aus Eiweißstoffen bestehenden ergastischen Gebilde sind wahrscheinlich wie die Fettanteile und Kohlehydratanteile nicht aus einer Eiweißspezies gebildet, sondern Gemische zweier oder mehrerer verwandter Eiweißstoffe. 3. Die in optisch homogenen Organen des Protoplasten gelösten Eiweißstoffe sind vermutlich auch nicht einheitlich und dabei sicher mit so vielen anderen Stoffen gemischt, daß ihre Reaktionen beeinflusst werden können. 4. Wir kennen sehr viele Spezies der Eiweißstoffe makrochemisch noch nicht und vermutlich auch manche Gruppe von Eiweißstoffen noch nicht, so daß unsere Reaktionen das Vorhandensein einer bekannten Gruppe vortäuschen können und manche Reaktionsgruppe auf keine Gruppe passen kann.“

Zu den einfacheren Proteiden gehören die Phosphoproteide, die aus Eiweiß und Phosphorsäure bestehen. Sie liefern bei Hydrolyse zum Unterschied von den Nucleoproteiden keine Purinderivate. Bei Pflanzen sind sie wenig bekannt.

Die hauptsächlich im Zellkern, aber wahrscheinlich auch im Cytoplasma²⁾ vorkommenden Nucleoproteide sind schwach sauer reagierende hochkomplizierte Körper mit geringem Gehalt an Phosphor (0,5–1,6‰); sie stehen in ihren Reaktionen den Proteinen nahe. Bei Hydrolyse zerfallen sie in Eiweiß und Nuclein³⁾, einen phosphorreichen Körper, der durch Alkalilauge wieder in Eiweiß und die noch phosphorreichere Nucleinsäure zerlegt wird. Der Phosphor der Nucleoproteide entstammt also der Nucleinsäure, die aber dort durch sehr viel Eiweiß kompensiert wird. Die Nucleinsäuren liefern als Spaltungsprodukte Phosphorsäuren, Purinbasen und ein Kohlehydrat oder Kohlehydratderivat. Es gibt mehrere Arten von Nucleinsäuren und demnach verschiedene Nucleine. Da zudem die Eiweißgruppen sehr verschieden gebaut sein können, ergibt sich eine fast unbegrenzte Zahl von möglichen Nucleoproteidarten. Die Nucleoproteide gehören zu den kompliziertesten Protoplaststoffen und haben sehr hohe Molekulargewichte. Der Gedanke lag deshalb nahe, in diesen komplexen Riesenzellen die Träger der spezifischen Eigenschaften des Lebens zu erblicken (vgl. S. 207).

Die Eiweißstoffe sind durchweg kolloidale Körper und bestimmen nebst den Cytolipoiden (vgl. unten) den physikalischen und physikalisch-chemischen Zustand des Protoplasmas. Schon als Kolloide sind sie gegen Elektrolyte empfindlich, aber außer adsorptiven Verbindungen mit Salzen gibt es auch chemische, was den Sachverhalt kompliziert. Im Protoplasma kommt Eiweiß niemals ohne Salze vor, und diese be-

¹⁾ Über die Mikrochemie der Plasmaproteide siehe E. ZACHARIAS, 1909; A. MEYER 1920, S. 487 ff. Über die Begriffe Linin, Paralinin usw. siehe SCHWARZ, 1887. Die konstituierenden Proteide des Plasmas wurden von ETARD (1901) „Protoplasme“ genannt.

²⁾ Siehe HAMMARSTEN (1914, S. 161, 286), ZALESKI (1911), VAN HERWERDEN (1913), v. BEZSSONOFF (1919). Über die sich hieraus ergebende Schlußfolgerung betreffs der Bedeutung des Kerns als „Vererbungsträger“ siehe TISCHLER (1920) und im Abschnitt „Karyologie“.

³⁾ Die von MIESCHER eingeführte Benennung Nuclein bezog sich auf ein teilweise abgebautes Nucleoprotein.

dingen den Löslichkeitszustand, die Stabilität gegen Fällungsagentien, die Viskosität, die elektrische Ladung usw. Die Salze stellen also ein notwendiges Komplement der stoffwechseltätigen Eiweißkörper vor.

Echt chemische, d. h. Molekülverbindungen mit Neutralsalzen sind bei Aminosäuren und Peptiden wohl bekannt, bei den Eiweißkörpern ist die Verbreitung solcher Verbindungen jedoch umstritten¹⁾. Man weiß derzeit nicht mit Sicherheit, ob die Fällung bzw. Gerinnung der Eiweißstoffe durch Salze ein rein chemischer Vorgang oder bloß ein Kolloidphänomen ist. Wahrscheinlich gibt es mehrere Arten solcher Vorgänge.

Wie ihre Spaltungsprodukte, Peptone, Peptide, Aminosäuren und Purinderivate, haben die Eiweißstoffe den Charakter amphoterer Elektrolyte, d. h. sie bilden in Lösung sowohl Kationen als Anionen und verbinden sich mit Säuren wie mit Basen. Wegen des komplizierten Baues des Proteinmoleküls gibt es Verbindungen in mehreren Stufen, d. h. ein Protein kann sich in der Regel nicht nur mit einem, sondern mit mehreren Äquivalenten einer Base oder Säure verbinden. Man findet nach Zusatz von Säure oder Alkali zu einer Lösung eines Proteins eine fortwährend wechselnde Mischung der verschieden möglichen Salze. Die Erforschung der Proteinsalze wird deshalb mit den herkömmlichen Analysemethoden wenig gefördert, sondern muß sogen. statische, elektrochemische Meßmethoden benutzen, damit nicht die chemischen Gleichgewichte gestört werden. Neutrales Eiweiß, bzw. Eiweißsalze zeigen Bildung von mehreren Ionenarten, unter denen nach ROBERTSON umfangreiche organische Anionen und Kationen vorherrschen. Nach ROBERTSON dissoziiert der anorganische Bestandteil der Proteinsalze nicht, woraus sich u. a. die Speicherung von Metallen (z. B. Kalium) aus sehr verdünnten Lösungen erklären würde²⁾.

Dies gilt in weit höherem Maße für freie Säuren und Alkalien. Ein Überschuß von H-Ionen findet sich in dem deutlich sauer reagierenden, eiweißarmen Zellsaft, während das Cytoplasma schwach alkalisch reagiert, also negative elektrische Ladung aufweist. Inwieweit dieser Ladung des Eiweißes eigene Ionisation zuzuschreiben ist oder durch Aufladung durch Elektrolyte zustandekommt, scheint nicht ausgemacht zu sein (vgl. HÖBER 1914, S. 321, 330, 475). Das durch wochenlange Dialyse möglichst von anhaftenden Elektrolyten befreite „amphotere“ Eiweiß ist nach PAULI (1906) etwas mehr anodisch als kathodisch, die Säuredissoziationskonstante überwiegt also ein wenig die Basendissoziationskonstante. Setzt man ein neutrales Alkali- oder Erdalkalisalz hinzu, so wird nichts an dem elektrischen Verhalten geändert. Dies geschieht erst bei Zusatz von einer Säure (H+) oder Base (OH—). Im ersten Falle ladet sich das Eiweiß positiv, im letzten Falle negativ.

b) Von den hydrolytischen Abbauprodukten der Proteine sind Proteosen (Albumosen) und Peptone nur in einzelnen Fällen nachgewiesen. Sie entstehen bei der Autolyse des Reservееiweißes in keimenden Samen (OSBORNE 1910). In diesen Pflanzenteilen hat man auch Aminosäuren, die durch fortgesetzte Spaltung der Proteine als Endprodukte entstehen, aufgefunden. Als Beispiel von in Pflanzen

¹⁾ Siehe W. PAULI, 1912; T. B. ROBERTSON, 1910, 1912, S. 24, 45, 85 usw.; R. HÖBER, 1914, S. 376; SCHRYVER, 1909; weitere Literatur bei TSCHERMAK, 1916, S. 135.

²⁾ ROBERTSON, 1912. Vgl. J. LOEB, 1906, S. 72; OSBORNE, 1906.

nachgewiesenen Aminosäuren seien genannt: die Monamino-säure Leucin (im Papilionaceen-, *Cucurbita*-Keimlingen) und die sehr häufigen Amide von Asparaginsäure und Glutaminsäure, Asparagin und Glutamin; ferner die Diamino-säure Lysin.

Die Aminosäuren sind gleichzeitig Carbonsäuren und Amine, sie verhalten sich demnach wie amphotere Elektrolyte und sind als die Komponenten der Proteosen und Proteine anzusehen. Bekannt sind die bahnbrechenden Untersuchungen EMIL FISCHERS (1906) über die amidartige Verkettung von Aminosäuren zu sogen. Polypeptiden, welche Stoffe Verbindungsglieder zwischen Aminosäuren und den einfachsten Eiweißstoffen, den Peptonen, sind. Die genuinen Eiweißkörper sind in ihrer Hauptmasse als Kondensationsprodukte von amidartig verbundenen Aminosäuren zu betrachten.

c) Nie fehlende Bestandteile des Protoplasmas sind die Fette (Lipoide). Es gibt aber Fette verschiedener Art, und man kann mit CZAPEK (1913, S. 709) zweckmäßig zwei biologische Gruppen aufstellen, 1. die Nahrungs-(Tropho-)lipoide und 2. Cytolipoide. Die stickstofffreien alifatischen Nahrungsfette kommen in größeren Massen als Reservefett in Samen, im Holz der Fettbäume usw. vor. Wichtiger für den Aufbau der lebenden Substanz sind die sehr kompliziert gebauten, Stickstoff und Phosphor enthaltenden Lezithide (Phospholipoide) und die fettähnlichen, aber durch mehrkernige cykliche Kohlenstoffverbindungen ausgezeichneten Sterinolipoide, zu denen u. a. Cholesterin gehört.

Die Erfahrung geht dahin, daß Phospholipoide (Lezithin) keiner Zelle abgehen, obwohl sie nur in geringer Menge darin vorkommen, und man hat diesen hochmolekularen und demnach kolloidalen und quellbaren Körpern wichtige Aufgaben fürs Zelleben zugeschrieben. Es sei hier nur an OVERTONS bekannte Permeabilitätshypothese, die später Erwähnung finden wird, erinnert und die durch dieselbe eröffnete Perspektive für die Auffassung von dem Bau der Plasmahaut.

Die „Lipoide“ bilden eine ziemlich umfangreiche Gruppe, die sich durch übereinstimmendes physikalisch-chemisches Verhalten kennzeichnet. Rein chemisch dürfte sie sehr verschiedenartige Substanzen in sich fassen. CZAPEK (1919) definiert Lipoide als Substanzen, „die bei gewöhnlicher Temperatur flüssig sind, sich in organischen Solventien mehr oder weniger leicht lösen, in Wasser jedoch unlöslich sind“. Aus diesem erhellt, daß z. B. ätherisches Öl, Harz usw. unter den Begriff „Lipoid“ zusammengefaßt werden können. Die in Gebrauch gekommenen mikrochemischen Reaktionen (s. MOLISCH 1913, CZAPEK 1919) scheinen nicht sehr scharf zu sein. Mit dem mikrochemischen Nachweis von Lipoiden in der Zelle ist also eigentlich wenig gewonnen und er besagt nur, daß außer wasserlöslichen Zellstoffen („Hydroide“) wasserunlösliche vorkommen.

Interessant ist das von LIEBALDT (1913) und BIEDERMANN (1918, 1919) nachgewiesene Verhältnis, daß die Cytolipoide ursprünglich mit dem Plasma innig gemischt zu sein scheinen, aber unter ganz bestimmten Bedingungen sich von diesem in sichtbarer Weise sondern. Solche Entmischung, durch die die Lipoide als Tröpfchen, Klumpen usw. auftreten, wird u. a. durch Plasmolyse erreicht (BIEDERMANN 1919). Emulgierung und Entmischung der Lipoide dürften eine große Rolle für Strukturänderungen in dem Cytoplasma spielen (vgl. Abschnitt 2).

Die Phosphatide sind sehr leicht oxydabel¹⁾ und liefern bei hydrolytischer Spaltung Fettsäure, Glycerinphosphorsäure und Cholin, ein Stoff, der auch frei in verschiedenen Pflanzenorganen vorkommt.

Sterinolipoide (Phytosterine) finden sich in geringer Menge wohl auch in jeder Zelle; sie ähneln namentlich physikalisch den Lezithiden, verbinden sich wie diese mit hochmolekularen Fettsäuren, ziehen Sauerstoff an und quellen in Wasser.

¹⁾ PALLADIN, 1910, schreibt ihnen deshalb eine Aufgabe bei der Atmung zu.

Die Fette dürften wegen ihrer Emulgierbarkeit wesentlich zur sichtbaren und beweglichen Plasmastruktur beitragen. Zusammen mit den Eiweißstoffen bilden sie das Gerüst des Protoplasten.

d) Kohlehydrate gehören auch zu den konstanten Vorkommnissen in dem Protoplasma. Die bei der Kohlensäureassimilation gebildeten Zuckerarten, namentlich Traubenzucker und seine Kondensationsprodukte nehmen ja eine zentrale Stelle im pflanzlichen Stoffwechsel ein. Sie dienen, neben Fetten, als Atmungsmaterial und stellen die elementaren, organischen Bausteine vor, die in fast jeder komplizierteren Verbindung in irgendeiner Weise eingehen. Auch wenn die chemisch nachweisbare Menge von Zucker in der Zelle klein sein kann, so bleibt es doch gewiß, daß er ein unerlässliches Glied im Stoffwechsel höherer und vieler niederer Pflanzen darstellt. Der Chemismus muß über diese Stufe hinweg, wenn auch nichts aufgespeichert wird.

Von den vielen theoretisch möglichen Zuckerarten sind in der Pflanze nur wenige nachgewiesen. In größeren Mengen kommen nur d-Glukose und d-Fruktose vor¹⁾. Polysaccharide (Rohrzucker, Stärke usw.) treten wohl nur als Speicherungsprodukte auf. Bei Pilzen und Bakterien finden sich andere Saccharide, z. B. Mannit, Trehalose. Die Stelle der Stärke vertritt hier das Glykogen.

e) Salze sind unerlässliche Beimischungen funktionierenden Plasmas, schon weil sie physikalisch und chemisch-physikalisch die Löslichkeits- und Viskositätsverhältnisse der wichtigen Zellkolloide (Eiweiß, Phosphatide) mit bedingen (S. 191). Auch die Bewegungen des Plasmas, der Cilien²⁾ usw. dürften durch anorganische Ionen reguliert werden. Im Zellsaft gelöst bedingen die Salze, namentlich organischer Säuren (Oxalsäure, Apfelsäure usw.), den Turgordruck, der besonders bei behäuteten Zellen aber auch sicher bei nackten Protoplasten und ihren Vakuolen eine wichtige Lebensbedingung ist.

Außer der Bedeutung als physikalische und elektrochemische Bausteine des Protoplasmas kommt den Salzen, und zwar den anorganischen, die Aufgabe elementarer Nahrungskörper zu. Sie werden in dieser Beziehung als chemische Komponenten in den Stoffwechsel hineingezogen (z. B. Nitrate, Sulfate, Chloride, Silikate der Alkalimetalle, ferner z. B. Magnesium, Eisen usw. als Komponenten von Farbstoffen u. a. Verbindungen). Durch die Abgabe von Anionen und Kationen betätigen sich die Salze auch bei der so wichtigen Salzbildung der Eiweißkörper, ferner werden durch sie im Stoffwechsel entstandene organische Säuren endgültig oder temporär festgehalten (z. B. Oxalsäure durch Kalium und Calcium). Auch bei Bildung des Zellhautgerüsts und der Plasmagerüste dürften die Salze, teils als reine Stoffkomponenten, teils kolloidchemisch, wichtige Dienste leisten. Ein besonderes Interesse beanspruchen die antagonistischen Wirkungen von Ionen³⁾, die lehren, daß zur Erhaltung der normalen Funktionen des Protoplasmas bestimmte Kombinationen von Metallionen notwendig sind. Auch enzymatische Prozesse werden z. T. stark durch Salze beeinflusst⁴⁾.

Der absolute Gehalt an anorganischen Salzen ist im allgemeinen gering im Verhältnis zu der Menge organischer Körper. Die Aschen-

¹⁾ CZAPEK, 1913, S. 252. ²⁾ R. LILLIE, 1906, HÖBER, 1909. ³⁾ OSTERHOUT, 1908, 1912 u. a. Aufsätze. ⁴⁾ HAMMARSTEN, 1914, S. 68.

bestandteile des Protoplasmas bilden nur wenige Prozente des Trockengewichts (S. 199). Das Cytoplasma ist daher eine sehr verdünnte Salzlösung. In speziellen Fällen, wo es sich um Ablagerung von Oxalaten, Carbonaten usw. oder von Chlornatrium handelt, kann der Gehalt beträchtlich werden. Vielfach geschieht aber sodann die Ablagerung im Zellsaft oder in besonderen Vakuolen. Die regulierbare Permeabilität und das indirekt nachweisbare Wahlvermögen der Zelle lehren, daß es für das Protoplasma von Wichtigkeit ist, den absoluten Gehalt und die relative Menge der Salze innerhalb gewisser Grenzen zu halten, was ja schon im Hinblick auf ihre kolloidchemische Wirkung gut verständlich ist.

In der Asche aller höheren Pflanzen finden sich folgende als Salze eingeführten Grundstoffe: Chlor, Schwefel, Stickstoff, Phosphor, Kieselsäure, Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen. Von diesen scheint Natrium und vielleicht auch Chlor zu den entbehrlichen Elementen zu gehören¹⁾. Im Protoplasma kommt Kieselsäure nicht vor. Auch Calcium scheint kein unerläßlicher Bestandteil des Protoplasmas zu sein, da viele niedrigere Organismen ohne diesen Grundstoff auskommen. Schwefel, Stickstoff und Phosphor bauen nebst C, H und O die Eiweißstoffe auf.

Von den Metallen ist Kalium absolut unentbehrlich. Wie K chemisch gebunden wird (außer in anorganischen und organischen Salzen), weiß man noch nicht mit Sicherheit. Wahrscheinlich hat dieses Element neben der rein elektrochemischen Wirkung auch eine Bedeutung bei der Bildung von Eiweißsalzen. Kalium ist stark radioaktiv; ob diese Eigenschaft auch für das Leben in Betracht kommt, ist aber hypothetisch (vgl. STOKLASSA, Biochem. Zeitschrift, Bd. 108, 1920, S. 109).

Magnesium macht einen wichtigen Bestandteil des Chlorophylls aus²⁾. Außerdem kommt es in Verbindung mit Eiweißstoffen (namentlich nativen Proteinen) vor. Seine Unentbehrlichkeit erstreckt sich über das ganze Pflanzenreich.

Eisen geht nach neueren Ansichten neben K und Mg als Bestandteil in Eiweißverbindungen ein³⁾.

Über die im Zellsaft gelöst gefundenen Salze vgl. Kap. 5. Selbstverständlich bleibt es schwer zu entscheiden, welchen Anteil diese Salze an dem protoplasmatischen Getriebe nehmen.

f) Organische Säuren. Solche kommen in jedem Plasma in freier oder gebundener Form vor (vgl. oben). Wie die Salze, dürften sie vorwiegend in den Vakuolen angereichert sein. Die Bedeutung der Säuren im Stoffwechsel ist noch nicht aufgeklärt. Wahrscheinlich haben sie darin mehrere Aufgaben. Physikalisch sind sie turgorerzeugend und regulieren in freier Form den Gehalt an H-Ionen, was ja für die Proteine und Lipoide, sowie die Tätigkeit der Enzyme wichtig ist. Chemisch kann ihnen die Funktion intermediärer Atmungsprodukte (unvollständige Zuckerverbrennung) zukommen, wie viele Pilze lehren⁴⁾ und wie auch von den meisten Forschern für höhere Pflanzen angenommen wird⁵⁾. Namentlich bei den Succulenten scheint diese Funktion der Pflanzensäuren als intermediäre Atmungsprodukte eine vortreffliche Einrichtung zur Erzielung eines CO₂-Übertrittes aus dem Atmungsprozeß in den Assimilationsprozeß zu sein⁶⁾. Einige Forscher behaupten anderseits, daß die Säuren aus einer Folge von Reduktionsprozessen ihren Ursprung nehmen, beginnend mit der Reduktion von CO₂ zu Ameisen- und Oxalsäure⁷⁾, daß sie also ähnlich wie die Kohlehydrate Assimilationsprodukte

¹⁾ Literatur bei JOST, 1913, S. 103 ff. ²⁾ WILLSTÄTTER und STOLL, 1913.

³⁾ MOLISCH, 1892, BENECKE, 1895. Vgl. ABDERHALDEN, 1906, S. 416. Mikrochemisches: ZACHARIAS, 1909, S. 124 ff. ⁴⁾ WEHMER, 1891, 1906, BENECKE, 1907, S. 73.

⁵⁾ AMAR, 1902, BENECKE, 1903. ⁶⁾ Literatur bei STEINMANN, 1917. ⁷⁾ BRUNNER und CHUARD, 1886, STEINMANN, 1917. Siehe dagegen WILLSTÄTTER und STOLL, 1913, Abt. V.

wären. An die mögliche Bedeutung der Pflanzensäuren knüpft sich also ein erhebliches Interesse und die Bedeutung dieser Stoffe für das Zellleben scheint jedenfalls viel größer zu sein als man früher glaubte.

g) Wasser. Das Wasser spielt die Rolle eines obersten Lebensprinzips, da ja erst in wässriger Lösung die allermeisten chemischen Reaktionen der Zelle vor sich gehen. Auch quantitativ stellt das Wasser einen wichtigen Baustein vor; das *Fuligo*-Protoplasma besteht zu 75% aus diesem Stoff¹⁾, wenn große Vakuolen und Safräume zugegen sind, wird der Gehalt noch höher (bis 98% bei Wasserpflanzen), umgekehrt ist das Plasma trockener Samen sehr arm an Wasser (Angaben bei MEYER 1920, S. 14).

Mit schwankendem Wassergehalt können sich auch Änderungen im chemischen Betrieb einstellen. Das Gleichgewicht Öl und Stärke, Öl und Zucker in Samen und Moosblättern steht in Abhängigkeit vom Wassergehalt²⁾. In der Ontogenie der Zelle und der Gewebe spielt auch der Wassergehalt sicher eine Rolle. Im Vegetationspunkt gibt es keinen Saft Raum, nur winzige Vakuolen, während dieser in den ausgewachsenen Zellen den weitaus größten Teil des Zellumens einnimmt. Der geringe Wassergehalt der Samen, Sporen usw. macht diese gegen ungünstige Bedingungen (Hitze, Kälte, Gifte) widerstandsfähiger als wasserreiche Gewebe. Überhaupt ist die hohe zellphysiologische Bedeutung des Wassergehalts darin zu erblicken, daß das Wasser den Quellungsgrad der Kolloide, den Lösungszustand, den Ionisationsgrad u. a. physikalisch-chemische Faktoren und hierdurch indirekt den Stoffwechsel beherrscht³⁾. Für jede Zellenart dürfte ein gewisser Wassergehalt bezeichnend sein und die Zelle besitzt zweifellos Mittel um ihn zu regulieren, u. a. durch die Regulation des osmotischen Druckes und der Permeabilität⁴⁾.

Das Wasser wird wahrscheinlich nicht nur mechanisch, sondern auch chemisch gebunden, bis zu welchem Grade bleibt einstweilen unbekannt. Schon für die echten Lösungen der anorganischen und organischen Salze scheint eine Affinität zwischen den gelösten Molekülen bzw. Ionen und dem Lösungsmittel anzunehmen zu sein⁵⁾. Betreffs der Eiweißkörper (speziell Säure- und Alkalieiß) nimmt man ebenfalls eine Wasserumkleidung oder Hydratation der Ionen an⁶⁾. Die Quellung und die Ionisation der Eiweißkörper sind weitgehend parallel verlaufende Vorgänge. Wie weit diese chemische Anziehung von Wasser neben dem osmotischen Druck und der physikalischen Quellung für die Regulation des Wassergehalts der Zelle verantwortlich ist, wissen wir noch nicht. — Als chemischer Baustein tritt das Wasser bei der Bildung von Kohlehydraten ein, d. h. zunächst bei der Reduktion der Kohlensäure im Assimilationsvorgang.

h) Außer den im Vorhergehenden aufgezählten und in den Embryonalzellen sicher vorhandenen Stoffgruppen findet man in

¹⁾ REINKE und RODEWALD, 1881.

²⁾ H. LUNDEGÅRDH, 1914 a Den Quellungsgrad begünstigende Stoffe bzw. Ionen fördern das Streckungswachstum (BOROWIKOW, 1913 a und b, 1914).

³⁾ Über Quellung (Hydratation) siehe u. a.: OVERTON, 1907, W. PFEFFER, 1897, S. 59 ff.

⁴⁾ PRINGSHEIM, 1906, LUNDEGÅRDH, 1919.

⁵⁾ Siehe z. B. R. HÖBER, 1914, S. 305, 309, 322.

⁶⁾ W. PAULI in vielen Arbeiten, z. B. 1912. Siehe auch ROBERTSON, 1912.

spezialisierten Zellen eine Reihe von chemischen Körpern, wie Glukoside, ätherische Öle, Gerbstoffe, Alkaloide, Farbstoffe, über deren eventuelles Vorkommen in kleinen Mengen in den Embryonalzellen nichts bekannt ist. Wir haben deshalb hier keinen Anlaß, uns mit diesen Stoffen näher zu beschäftigen. Dagegen ist es möglich und sogar wahrscheinlich, daß Stoffe und sogar ganze Gruppen von Stoffen eine wichtige Rolle im allgemeinen Stoffwechsel spielen könnten, ohne daß wir derzeitig, wegen der mangelhaften Kenntnis sowohl der organischen Körper überhaupt wie besonders der Stoffe in der lebenden Zelle, etwas von ihnen wissen. Zu denken wäre hier namentlich an die Fermente, deren Zusammensetzung oder chemische Stellung trotz ihrer häufig in die Augen tretenden Wirkungsweise noch nicht aufgeklärt ist¹⁾. Die allgemeine Auffassung geht dahin, daß sie vielfach mit Eiweißkörpern, speziell Nucleoproteiden, verwandt sind. Hierbei ist jedoch immer mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die Proteinreaktion auf anhängenden Körpern beruhen könnte. Möglicherweise ist die Fermentwirkung an gewisse Atom- bzw. Molekülgruppierung gebunden, so daß sie im Leben als Begleitfunktion gewisser hochkomplizierter Stoffe auftreten, die eben die betreffende Atomgruppe tragen. Den Erfahrungen aus dem Gebiet der unorganischen Katalysatoren zufolge sollten die Fermente eine sehr bunte chemische Gruppe bilden. Es bleibt jedenfalls heute nichts anderes übrig, als die Enzyme nach ihrer Wirkung zu charakterisieren. Da aber dies ein Kapitel der speziellen Physiologie ist, kann nicht näher hierauf eingegangen werden (über Nuclease siehe TISCHLERS Abschn. „Karyologie“, Bd. II).

C. Die Zelle als dynamisches System.

Theorien der Elementarstruktur.

1. Das dynamische Gleichgewicht und seine Bedingungen. Die lebende Zelle verrichtet immer Arbeit, sie ist eine nie ruhende Maschine. Wenn man zugeben muß, daß die Zelle eine bestimmte Organisation hat, daß also die in ihr stattfindenden Umsetzungen nach gewissen Gleichgewichtszuständen streben, so versteht sich, daß dieses Gleichgewicht nicht echt oder ruhend sein kann, sondern arbeitsfähig oder, wie man sagt, dynamisch ist. Nur ein System, das sich in gewissem Abstand von der Ruhelage befindet, kann, während es sich der echten Gleichgewichtslage nähert, Arbeit leisten.

Die grüne Zelle nimmt von außen gewisse Stoffe, Kohlensäure, Wasser, Salze, auf und baut aus diesen ihre ganze Maschinerie auf. Die Betriebskraft wird teils durch die Atmung geliefert, teils von außen her zugeleitet wie das Licht bei der Kohlensäureassimilation.

Die Bedingung für die fortwährende Tätigkeit im Stoffwechsel ist nun offenbar die, daß die chemischen Systeme nie das echte Gleichgewicht erreichen. Dies wird durch Entfernen der Produkte der chemischen Tätigkeit erreicht: Teils wird das neugebildete chemische Material in dem Körper in Form neuer Zellen abgelagert oder als Reservenahrung gespeichert und also jedenfalls aus der produzierenden

¹⁾ Literatur bei TSCHERMAK, 1916, S. 228 ff.; HÖBER, 1914, S. 662—728; CZAPEK, 1913; OPPENHEIMER, 1913.

Zelle entfernt, teils wird das synthetisch entstandene Material wieder abgebaut und verläßt als Verbrauchsstoff wieder die Zelle. Die Zelle verhält sich also wie eine wohlgeordnete Fabrik, wo Rohmaterial immer zur Verfügung steht und auch neue Maschinenteile die verbrauchten gleich ersetzen, wo ferner die Produkte der Fabrikation gleich Absatz finden, so daß die disponible Energie immer in Arbeit umgewandelt werden kann.

Um die Forderungen des dauernd dynamischen Gleichgewichtszustandes zu erfüllen, besitzt die Zelle eine ganze Reihe von Einrichtungen zur Regulation der Aufnahme und Abgabe von Stoffen, der Reaktionsgeschwindigkeiten usw., und wenn wir die organische Entwicklung als Ganzes überblicken, so finden wir in dem Wachstum, der Organbildung, der Fortpflanzung Vorgänge, die die fundamentalen Erscheinungen im Stoffwechsel der einzelnen Zellen widerspiegeln und welche jedenfalls als letzte Produkte der Zelltätigkeit entspringen.

Da somit zum richtigen Entfalten der Zelltätigkeit ein gut regulierter Stoffaustausch (Rohstoffe, Verbrauchsstoffe, synthetische Produkte) mit gehört, so wird mit der Störung oder dem Einstellen dieses Austausches der Stoffwechsel auch tief gestört, bezw. abgeändert oder ganz eingestellt. Äußerlich treten solche Veränderungen als Krankheiten, Schwächezustände, als Entwicklungsänderungen oder als Ruheperioden auf.

Als besonderes Organ für den Stoffaustausch mit der Umgebung pflegt man die Hautschicht anzusehen. Wir wissen, daß die äußerste Cytoplasmaschicht nicht nur einer großen Reihe von Stoffen den Eintritt oder Austritt ganz verweigert (was für das Erhalten der plasmatischen Maschinerie sehr wichtig ist), sondern daß betreffs der durchgelassenen Stoffe die Permeabilität regulierbar ist (Näheres siehe Abschn. II). — Im Gesamtorganismus würden die einzelnen Zellen selbstverständlich zudem nicht ohne besondere anatomisch-physiologische Einrichtungen für die Zu- und Ableitung von Stoffen auskommen. — Auch im Protoplasma dürften sich betreffs des Stoffaustausches zwischen den Teilen (Organen, Mikroplasmata) besondere Einrichtungen vorfinden. Der Kern hat auch eine Hautschicht, desgleichen die Vakuolen und vielleicht auch die Plastiden. Auch im Cytoplasma gibt es viele Grenzflächen zwischen den Phasen der kolloidalen Systeme. Der innere Stoffaustausch dürfte daher ziemlich kompliziert sein und jedenfalls in bestimmten Bahnen verlaufen. Als Einrichtung, um die Diffusion zu erleichtern, kann die Strömung genannt werden.

Wenn die richtige Regulierung des äußeren und inneren Stoffaustausches die erste Bedingung der Erhaltung des dynamischen Gleichgewichts ist, so bleibt es anderseits nicht minder wichtig, daß die Geschwindigkeit des Stoffumsatzes in der Zelle im richtigen Verhältnis zu der Nachlieferung von den von außen zugeleiteten Stoffen steht und vor allem nicht zu schnell ist. Überhaupt ist das Vermögen einer weitgehenden Regulation der Reaktionsgeschwindigkeiten sehr charakteristisch für die Zelle.

2. Die Reaktionsgeschwindigkeit in der Zelle und die Mittel, sie zu verändern. Fast alle organischen Verbindungen reagieren langsam, mit meßbarer Geschwindigkeit, während die anorganischen Ionenreaktionen einen blitzschnellen Verlauf haben. Dies

ist für die Zelle von fundamentaler Wichtigkeit, denn die meisten komplizierteren organischen Stoffe sind in ihrer Konstitution durchaus labil und verdanken ihre Existenz nur dem Umstand, daß ihr Zerfall mit außerordentlicher Trägheit erfolgt. Wäre die Zelle bei ihren Verrichtungen immer auf diese „natürliche“ Reaktionsgeschwindigkeit verwiesen, so würde ihr Leben sehr phlegmatisch verlaufen. Nun ist aber bekannt, daß das Protoplasma besondere Beschleunigungsmittel, Enzyme, herzustellen vermag.

Die Enzyme dürften im Stoffwechsel eine sehr große Rolle spielen. Zwar sind die bekannten Enzymreaktionen solche, die auch außerhalb der Zelle studiert werden können, vieles spricht aber dafür, daß auch im feineren Stoffwechsel die Zelle Gebrauch von Enzymen macht. Diese haben u. a. die bemerkenswerte — und im Gegensatz zu den anorganischen Katalysatoren stehende — Eigenschaft, sehr spezifisch zu wirken, d. h. nur ganz bestimmte Umsetzungen zu beschleunigen. Da die Enzyme, wie andere organische Körper, allmählich zerfallen, kann ein Enzymvorgang auch zeitlich beherrscht werden, indem er ohne Neuzufuhr von Enzym allmählich wieder eingestellt wird. Auch kann ein Enzym in latentem Zustand, als sogen. Zymogen, verharren, um durch gewisse andere Stoffe zur Tätigkeit erweckt zu werden¹⁾. Die meisten Enzyme, die man kennt, sind abbauend, aber es gibt wohl auch synthetische Enzymreaktionen²⁾, ferner solche, die den Charakter von Oxydationsvorgängen haben usw. Man geht nicht fehl, wenn man die Enzyme als sehr wichtige Mittel der chemischen Organisation der Zelle bezeichnet. Andererseits darf man nicht ohne weiteres behaupten, daß alle Lebensvorgänge enzymatisch sind³⁾.

Ein Enzym ändert in der Regel nichts an dem Gleichgewicht einer Reaktion. Es wirkt, wie man sagt, als „Schmiermittel“ oder „Gleitfläche“ und vermindert also die Widerstände oder Hemmungen gegen eine Umsetzung, die auch sonst, obwohl sehr langsam, stattfindet. Das Enzym wirkt also ähnlich wie Temperaturerhöhung oder wie das Licht bei den katalytischen Photoreaktionen. Die Enzymreaktionen haben eine gewisse Analogie mit den sogen. Auslösungsvorgängen in der Reizphysiologie und es ist deshalb kein Wunder, daß man zuweilen hypothetische Enzyme angenommen hat, um gewisse Reizerscheinungen zu erklären. Hier zu nennen ist BEIJERINCKs Hypothese von „Wuchsenzymen“, die Lehre von den tierischen Hormonen, die chemische Theorie der Gallenbildungen usw. Wie verlockend auch bei der Erklärung verschiedener entwicklungsphysiologischer Erscheinungen das Heranziehen der Befunde der Enzymlehre sein mag, so ist doch hier große Zurückhaltung geboten, erstens weil die Verhältnisse in Wirklichkeit sicher immer sehr kompliziert sind und das gleiche Resultat auch auf verschiedenen Wegen erzielt werden könnte, zweitens weil sich die chemisch-physikalische Enzymlehre noch in den Anfängen befindet. Allgemein kann man jedoch sagen, daß die Errungenschaften der Enzymforschung ganz neue Perspektiven für das prinzipielle Verständnis des Zellbetriebes eröffnet haben.

¹⁾ Vgl. hierüber besonders COHNHEIM, 1912, Kap. 10.

²⁾ Siehe z. B. HERZOG, 1913, S. 993 ff.; TSCHERMAK, 1916, S. 255.

³⁾ Über die Bedeutung der Enzyme vgl. OPPENHEIMER, 1913, 1915; HÖBER, 1914, S. 729 ff.; H. EULER, 1918. Aus der speziellen Literatur über Enzyme sei erwähnt C. OPPENHEIMER, 1913 b.

Ein zweites Mittel, um die Reaktionsgeschwindigkeit zu verändern, ist die Temperatur. Nach der VAN'T HOFF'schen R-G-T-Regel erhöht sich die Geschwindigkeit einer Reaktion bei Steigerung der Temperatur um 10° auf 2 bis 3,5 mal. Dies findet auch bei sehr komplizierten Reaktionen in der Zelle statt, wie die Erfahrungen über Assimilation, Atmung, Wachstum, tropistische Perzeptionen, pulsierende Vakuolen usw. lehren¹⁾.

Die R-G-T-Regel hat jedoch zahlreiche Ausnahmen (vgl. HÖBER, 1914, S. 770). Da ferner verschiedene Reaktionen einen etwas verschiedenen Temperaturkoeffizienten haben, ist zu erwarten, daß Temperaturwechsel Verschiebungen im Stoffwechsel verursacht. Möglicherweise erklären sich auf diesem Wege die Entwicklungsänderungen von Algen und auch höherer Pflanzen bei verschiedenen Temperaturen. Jedenfalls dürften aber in der Zelle Einrichtungen vorhanden sein, um die Wirkung der Temperaturschwankungen zu kompensieren, sonst würde man wohl größere Änderungen im Betrieb finden als tatsächlich beobachtet werden. Die warmblütigen Tiere regulieren sehr genau die innere Temperatur mittels des Atmungsmechanismus.

Im Gegensatz zu den Enzymen wirkt die Temperatur generell beschleunigend. Ob wirklich lokalisierte Temperaturerhöhung — durch lokalisiertes Einsetzen exothermischer Reaktionen — in der Zelle vorkommt, bleibt ungewiß. Undenkbar ist es natürlich nicht, daß auf diesem Wege nur bestimmte Reaktionen eine Temperaturbeschleunigung erfahren. Da aber die als Wärme bei einer chemischen Reaktion freigemachte Energie immer fortgeleitet wird, so dürfte die Begrenzung des Wirkungsgebietes einer lokalisierten Wärmequelle jedenfalls nicht scharf sein, sondern ganze Stoffwechselgruppen mit hineinziehen. Dies umsomehr, als die organischen Verbindungen überhaupt nur sehr mäßige Temperaturerhöhung ertragen.

Als dritter Beschleunigungsfaktor wäre das Licht zu nennen. Das Licht wirkt in vielen Fällen als Katalysator, ähnlich wie Enzyme, doch sind wir über diesbezügliche Reaktionen in der Zelle schlecht unterrichtet.

Charakteristisch für die Zelle ist das Temperaturoptimum vieler ihrer Reaktionen (vgl. JOST, 1906). Dies könnte in vielen Fällen eben auf der Koagulation der Eiweißkörper, also auf Änderung des kolloid-chemischen Gleichgewichtes beruhen. Schon eine Inaktivierung der Enzyme würde ja schwere Folgen nach sich ziehen. Aber zudem ist bekannt, daß sogar anorganische Katalysatoren ein Optimum der Wirkung haben, z. B. Platinsol zwischen 65° und 85° (ERNST 1901). Optimumerscheinungen — d. h. neuerliche Abnahme der Reaktionsgeschwindigkeit oberhalb einer gewissen Temperatur — wäre also auch ohne die Annahme von kapillar-physikalischen Zustandsänderungen denkbar.

Eine Veränderung der Reaktionsgeschwindigkeit kann auch die Folge von einer Konzentrationsänderung der Komponenten sein. Wie schon S. 190 erwähnt, kann dies u. a. durch Adsorption geschehen. In dieser Weise wären vielleicht die Befunde O. WARBURGS (1913) zu deuten.

¹⁾ H. EULER, 1910 b, GRÜSS, 1912, COHNHEIM, 1912. Literatur u. a. bei KANITZ, 1907, GANTER, 1912, SKRABAL 1916. Über Wachstum: LEITCH, 1916; Geotrop. Perzeption: RUTGERS, 1912.

Er fand, daß die Atmung in verschiedenen Tierzellen (Blutkörperchen, Seeigelleier) in einer gewissen Abhängigkeit von dem Reichtum an Strukturen in dem Protoplasma stand. Dies könnte auf adsorptiven Vorgängen beruhen. Doch ist das nur eine Möglichkeit, denn der Zusammenhang zwischen Struktur und Atmung könnte ja viel verwickelter sein.

3. Gleichgewichtsänderungen in den chemischen Systemen. Die Temperatur bedingt nicht nur die Geschwindigkeit einer Reaktion, sondern vermag auch das chemische Gleichgewicht der reagierenden Körper zu verändern. Hier gilt VAN'T HOFFS Prinzip: Steigende Temperatur begünstigt das unter Wärmeabsorption gebildete System, fallende Temperatur begünstigt das unter Wärmeabgabe gebildete System. In der Zelle sind die Mehrzahl der Synthesen wärmeabsorbierende oder endothermische Reaktion, während die Spaltungen, namentlich die oxydativen, wärmeabgebend, exothermisch sind. Die gleichgewichtsverschiebende Wirkung der Temperatur steht in einer gewissen Beziehung zur Reaktionswärme (VAN'T HOFF, 1901, S. 157 ff.), so daß Reaktionen, die mit großem Wärmeeffekt verbunden sind, wie z. B. die Sauerstoffatmung (Oxydation von Kohlehydrat), durch eine bestimmte Temperaturveränderung eine beträchtlichere Verschiebung des Gleichgewichtes erfahren, als Reaktionen mit niedriger Reaktionswärme, wie z. B. die Mehrzahl der hydrolytischen Spaltungsvorgänge.

Da nach VAN'T HOFFS Prinzip endothermische Reaktionen durch steigende Temperatur begünstigt werden, so liegt es im Interesse der auf Erhaltung und Vermehrung der organischen Substanz hinzielenden Tätigkeit der Zelle, die Temperatur möglichst optimal zu halten — abgesehen von der früher erwähnten lediglich die Geschwindigkeit beschleunigenden, also die Lebensintensität begünstigenden Wirkung der höheren Temperatur. Allerdings setzt hier das sehr empfindliche kolloidchemische Gleichgewicht der meisten Zellstoffe bald eine Grenze. Wegen der außerordentlich verschiedenen Reaktionswärme der Zellreaktionen muß der Stoffwechsel bei Wechsel der Temperatur bedeutende innere Verschiebungen erfahren, die noch mehr durch die gleichzeitigen Differenzen in den Geschwindigkeitskonstanten verschärft werden. Alles dies macht nun thermoregulatorische Einrichtungen von nöten, wie wir sie ja bei höheren Organismen in zahlreichen morphologischen und physiologischen Anpassungen kennen (Baueinrichtungen zum Wärme- und Kälteschutz; Erhöhung der Transpiration im Sonnenlicht usw.) Wie unmäßige Temperaturerhöhung, so ist auch Temperaturerniedrigung gefährlich für die Zelle, teils wegen der chemischen, teils wegen der kolloidalen Gleichgewichtsänderungen. Übrigens gibt es, wie es scheint, intrazelluläre Einrichtungen, vor allem Zuckerbildung, um gegen Erfrierung zu schützen (LIDFORSS 1907, SCHAFFNIT 1910, MAXIMOW 1914, AKERMAN und JOHANSSON 1918).

Als Beispiele von zellchemischen Gleichgewichten, die durch die Temperatur in dieser oder jener Richtung verschoben werden, seien genannt: die altbekannte Tatsache, daß in Überwinterungsorganen (Baumstämme, Knollen u. a.) die Stärke bei Temperatursenkung reversibel in Zucker übergeht, ferner ein Befund FITTINGS (1912), nach dem die Blütenblätter von zwei *Erodium*-Arten bei niederen Temperaturen blau, bei höheren (über etwa 90°) rot, bei noch höheren farblos werden. Es bleibt in diesen Fällen wie auch betreffs der mehr komplizierten Thermo-

morphosen ungewiß, ob es sich um bloße differenzierte Geschwindigkeitsänderungen oder um chemische, bezw. kolloidale Gleichgewichtsverschiebungen handelt¹⁾. Das Gesagte soll nur darauf hindeuten, daß vermittle geringe Temperaturschwankungen die Stoffwechsellätigkeit von außen her oder von innen her (durch Erhöhung oder Senkung der intrazellulären Wärmeproduktion) in verschiedene Bahnen gelenkt werden kann. Daß andererseits solche thermische Verschiebungen im Stoffwechsel nicht eben häufig sind, sondern der Organismus anscheinend mit allen Mitteln danach strebt, möglichen Änderungen vorzubeugen oder sie zu kompensieren, dürfte damit zusammenhängen, daß die Wärme die generellste Lebensbedingung ist, deren Wirkung sich in gleicher Weise auf alle Lebensprozesse erstreckt.

4. Energetik der Zelle²⁾. Die einzelnen Vorgänge im Stoffwechsel der Zelle lassen sich in zwei große Gruppen oder Reihen einreihen, die synthetische und die abbauende. Die beiden Reihen müssen entweder einander das Gleichgewicht halten oder, in der Regel, das Gleichgewicht ist zugunsten der synthetischen Reihe verschoben. Diese beiden großen Reihen von Reaktionen verlaufen natürlich nicht getrennt nebeneinander oder nacheinander, wie der Zufluß und der Abfluß eines Sees, sondern stehen überall in gegenseitiger Verkettung, durchweben einander sozusagen. Hier wollen wir nun zunächst die energetische Seite des durch den dualistischen Charakter des Stoffwechsels bedingten Kreislaufes betrachten.

Der gesamte Energiekreislauf der Zelle gliedert sich in Aufnahme, Speicherung, bezw. Umsatz und Abgabe der Energie. In grünen Zellen, die ja pflanzliche „Normalzellen“ heißen können, tritt vorwiegend Lichtenergie ein. Nichtgrüne Zellen nehmen chemische Energie durch die organische Nahrung auf. Das Licht wirkt bei der Kohleassimilation keineswegs als bloßer Katalysator, sondern zerstört das feste Gleichgewicht zwischen Kohlen- und Sauerstoff in der Kohlensäure und bringt unter Mitwirkung des Plasmas statt dessen das arbeitsfähige Ungleichgewicht Kohlehydrat und Sauerstoff hervor.

Die in den Kohlehydraten gespeicherte Energie wird bei der Atmung wieder freigemacht und geht teils als Wärme wieder verloren, wird aber teils wieder chemisch gebunden, in den zahlreichen mit mehr oder weniger großer Energieaufnahme verbundenen endothermischen Reaktionen. Der unveratmete Teil der Kohlehydrate wird in den Baustoffwechsel hineingezogen und die in den Molekülen gespeicherte Energie wird ganz oder teilweise auf andere z. T. kompliziertere Verbindungen übertragen. Insofern die organische Entwicklung fortgeht, wird diese Energiespeicherung dauernd erhalten. Wie im einzelnen die Überführung der chemischen Energie im Stoffwechsel stattfindet und wie viel bei den verschiedenen Umsetzungen als Wärme gebunden wird, bleibt vorläufig unbekannt. Wahrscheinlich finden manche endothermische Reaktionen nach dem Modus der gekoppelten Reaktionen³⁾ statt, indem sie zwangsgemäß an gleichzeitig ablaufende exothermische Prozesse geknüpft

¹⁾ Über das Gleichgewicht Stärke \rightleftharpoons Zucker vgl. EULER, 1909, S. 236.

²⁾ Vgl. hierzu namentlich PFEFFER, 1892, 1897—1904, besonders Bd. II, Kap. XVI. Ferner TSCHERMAK, 1916, S. 10. Hier weitere Literatur.

³⁾ Siehe WILH. OSTWALD, 1900, 1904; vgl. HÖBER, 1914, S. 765.

sind, von denen sie die nötige Energie nehmen. Es versteht sich übrigens, daß die Wärmeenergie, wie vorher erörtert, nicht ganz als nutzloses Beiprodukt zu betrachten ist, denn sie erhöht die Reaktionsgeschwindigkeit. Eine nichtwachsende, „ruhende“ Zelle, deren Tätigkeit nur in Erhaltung ihrer Masse bestände¹⁾, würde natürlich gleich viel Energie abgeben, wie aufnehmen, nachdem sie den Kreislauf im Stoffwechsel durchgemacht hat. Da die abgegebene chemische Energie meist unbeträchtlich ist (ausgeschieden werden bei Pflanzenzellen nur die letzten Atmungsprodukte, Kohlensäure und Wasser, nicht aber intermediäre Produkte, wie etwa Säuren; ob auch Eiweiß veratmet wird, erscheint fraglich), so wird hier das meiste der aufgenommenen Energie in Wärme verwandelt und die Zelle trägt also, trotz ihrer Synthesewirksamkeit, doch zum allgemeinen Sinken der Entropie bei. In sich teilenden oder in nahrungsbereitenden Zellen wird dagegen das Kapital an potentieller Energie dauernd vermehrt.

In der wachsenden Zelle wird auch Formartenergie gespeichert (vgl. S. 192), nämlich in allen kolloidalen Lösungen, wo ja eine große Menge Oberflächenenergie gebunden ist. Ein Teil dieser Energie wird bei der Bildung hochmolekularer Kondensationsprodukte wieder frei, wie z. B. bei Bildung von Stärke aus Zucker, denn derartige Kondensationen sind ja (wie auch die Kristallisation) mit einer Verminderung der Oberfläche der gelösten Phase verbunden. Auch bei dem Entstehen und Vergehen der komplizierten Eiweißkörper dürfte die Formartenergie mit eine Rolle spielen und überhaupt sind chemische Konstitutionsveränderungen mit Änderungen der Molekülgröße und der spezifischen Oberfläche verbunden. Die reversiblen Entmischungs- bzw. Emulgierungsvorgänge, ferner Ausfällung und Lösung in kolloidalen Lösungen sind natürlich auch mit entsprechendem Umsatz von Oberflächenenergie verbunden. Diese Energie nimmt zuletzt ihren Ursprung aus dem chemischen Energiekapital. Auf diese Wege läßt sich auch eine Kausalbeziehung zwischen chemischer Energie und Bewegung denken²⁾.

In der Pflanzenzelle wird auch mechanische bzw. osmotische Energie, als Turgordruck, gespeichert. Dieselbe wird bei Entspannung der Zellhaut frei³⁾. Die Hauptmenge der in potentieller Form zurückbleibende Energie in der Zelle bleibt jedoch in Form von chemischer Energie. Das Vorhandensein einer chemischen „Spannkraft“ ist ein Ausdruck ungesättigten Vereinigungsbestrebens der Moleküle einer Verbindung, die also als labil zu betrachten ist, auch wenn die Energieabgabe und der Zerfall der Verbindung sehr langsam erfolgt, wie dies ja mit den meisten organischen Verbindungen der Fall ist. So herrscht z. B. in dem Kohlehydratmolekül ein ungesättigtes Vereinigungsbestreben von Kohlen- und Sauerstoff. Durch Umlagerungen (intramolekulare Atmung) oder Verbrennung gehen diese beiden Grundstoffe unter Energieabgabe in die stabile Verbindung Kohlensäure über.

Obwohl alle organische Verbindungen mehr oder weniger instabil und energietragend sind, so kann doch die charakteristische Labilität

¹⁾ Ob es allerdings solche völlig untätige, rein „vegetierende“ Zellen gibt, ist ungewiß. Wenigstens Plasmabewegung ist wohl nie ganz ausgeschlossen.

²⁾ Vgl. z. B. J. BERNSTEIN, 1902; auch PFEFFER, 1904, S. 884.

³⁾ PFEFFER, 1893. Über elektrische und photische Energie siehe auch PFEFFER, 1904, S. 851 ff.

im Stoffwechsel nicht allein auf diesen Umstand zurückgeführt werden. Die Labilität dürfte vielmehr auf der durchaus intimen Mischung der Stoffe in bestimmten Mengenverhältnissen, ferner auf ihrem kolloidalen Charakter beruhen. Sehr viel ist sicher auch auf das Konto der reaktionsbeschleunigenden Faktoren, vor allem der Enzyme, zu schreiben¹⁾. Für einzelne Leistungen, etwa Reizperzeption und Reizfortleitung, bedient sich die Zelle vielleicht gewisser Stoffe hochlabiler Konstitution, den Explosivstoffen vergleichbar, es liegt aber kein Grund vor, derartigen hypothetischen Stoffen die charakteristische Labilität des gesamten Stoffwechsels aufzubürden. Wir vermögen die Ursachen der Labilität noch sehr unvollkommen zu durchschauen, auch die Enzyme sind kein universelles Erklärungsvehikel zellulärer Phänomene.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die in die Zelle eintretende und für ihr Leben notwendige photische oder chemische Energie sich weiterhin über den Stoffwechsel in gewissen Bahnen erstreckt und hierbei auch in andere Energieformen übergeführt wird und die Zelle dann wieder zumeist als Wärme oder mechanische Energie verläßt. Dabei kann auch Energie verschiedener Form in der vitalen Substanz aufgespeichert werden, um später, eventuell erst beim Tod, wieder ihre Auslösung zu finden. Vom Gesichtspunkt der Einzelzelle ist der Kreislauf der Energie vollkommen. In der aufsteigenden Reaktionsreihe (Assimilation) arbeitet die Zelle gegen die allgemeine Entropietendenz, in der abbauenden Reihe (Dissimilation) arbeitet sie wiederum der sinkenden Entropie in die Hände. Berücksichtigt man aber das Erhaltungs- und Vermehrungsvermögen der lebenden Substanz, so muß generell betrachtet zugestanden werden, daß sie erfolgreich auf eine Vermehrung der potentiellen Energie in der Welt hinarbeitet.

5. Die Gliederung des Stoffwechsels²⁾. Der Stoffwechsel gliedert sich, schematisch betrachtet, in zwei große Reaktionsreihen, die synthetische und die abbauende. Eigentlich gibt es wohl nur synthetische und abbauende Vorgänge durcheinander. Eine strenge Lokalisation bestimmter Prozesse ist nur mit Sicherheit für die Kohleassimilation grüner Zellen bekannt: Diese erfolgt ausschließlich in den Chromatophoren. Was dagegen die übrigen fundamentalen Lebensäußerungen anbetrifft, so ist nichts nachgewiesen, das mit Sicherheit auf eine Lokalisation in bestimmten Zellteilen hindeutet, obwohl viel über die Tätigkeit des Kerns bei Atmung, Enzymbildung usw. spekuliert wurde. Jedoch erscheint es a priori fast selbstverständlich, daß eine gewisse Arbeitsteilung in der Zelle existiert und daß die morphologische und physikalische Organisation des Protoplasten bis zu einem gewissen Grad deren sichtbarer Ausdruck ist. Hiermit soll natürlich nicht gemeint sein, daß jede Strukturerscheinung auf eine bestimmte chemische Arbeitsteilung hindeutet, denn es kommen im Leben der Zelle wohl z. B. Entmischung und Emulgierung von Lipoiden vor, die große Umwälzungen im morphologischen Bilde des Cytoplasmas mit sich bringen, ohne daß sich hieran entsprechend tiefgreifende chemische Ereignisse knüpfen. Andererseits erhellt ohne weiteres, daß auch im anscheinend homogenen (hyalinen) Plasma eine bedeutende Gliederung des Stoffwechsels vorhanden sein muß.

¹⁾ Vgl. HÜBER, 1914, S. 663 f, TSCHERMAK, 1916, S. 17 ff, hier auch Literatur.

²⁾ Vgl. HOFMEISTER, 1901, LUNDEGÅRDH, 1914 b.

Mit dem Ausdruck „Gliederung“ wird hier nicht die bloße Kompliziertheit des Stoffwechsels, m. a. W. seine Zusammensetzung aus einer großen Zahl von Einzelreaktionen gemeint. Die Einzelreaktionen sind zwar vielfach zwangsmäßig verbunden, so daß der Eintritt der einen auch die anderen mit sich zieht, wie man z. B. bei dem sicher recht komplizierten, obwohl äußerlich betrachtet einfach aussehenden Prozeß der Kohlensäureassimilation annimmt. Allein eine derartige Zwangsverkettung erstreckt sich nur über Stücke des Stoffwechsels, nicht über seine Gesamtheit. Dies lehren erstens die Regulationen und zweitens die Entwicklung.

Die Regulationen sind stets auf das tunlichste Wiederherstellen eines gestörten Gleichgewichtes gerichtet. Bei Ausschluß des Sauerstoffes wird der normale, wahrscheinlich recht komplizierte Atmungsprozeß aus- und der intramolekulare Atmungsvorgang eingeschaltet. Bei Aushungerung der Zelle werden zuerst die Reservestoffe, dann das Cytoplasma, zuletzt der Kern angegriffen. Diese Beispiele, die leicht vermehrt werden können, zeigen, daß es sozusagen verschiedene Bahnen im Stoffwechsel gibt und daß äußere Eingriffe eine lebhaftere Tätigkeit in dieser oder jener Richtung anregen können. Noch deutlicher wird dies bei der Entwicklung der Zelle. Schon das Zellteilungsgeschehen lehrt eine reversible Veränderung der relativen Menge von Plasma und Kernsubstanz und eine Ausbildung oder Rückdifferenzierung von Strukturen erkennen. Bei der ontogenetischen Spezialisierung tritt die Gliederung des Stoffwechsels noch deutlicher zutage: Die Wirksamkeit gewisser Zellen scheint ausschließlich auf Wandbildung, anderer auf Stärkebildung oder Eiweißbildung usw. gerichtet zu sein. In solchen spezialisierten Zellen wird nicht das Plasma vermehrt, obwohl die speziellen Prozesse sehr intensiv sein können.

Die Zelle kann also je nach den Bedingungen ihr gesamtes chemisches Material vermehren und folglich wachsen und sich fortpflanzen oder sie kann die Hauptmasse des Protoplasmas auf ein bestimmtes Maß halten und Materialvermehrung nur nach speziellen Richtungen aufweisen. Es ist somit nicht zu bezweifeln, daß es nebeneinander verlaufende Reaktionsketten gibt, die ein- und ausgeschaltet werden, je nach den Bedingungen, denen die Zelle ausgesetzt wird. Um nun diese Vorstellung von der chemischen Maschinerie der Zelle etwas näher auszuführen, sei erstens bemerkt, daß nichts heraus- oder hineinkommt, was eine wesentliche qualitative Änderung mitbringen könnte. Der Protoplast wird ja von einer Plasmahaut umgeben, die jeden Verlust von Stoffen verhindert, die Einzelglieder der Stoffwechselketten sind. Hochmolekulare Verbindungen werden überhaupt nicht durchgelassen und was echt lösliche Verbindungen, wie Zucker, anbelangt, so vermag die Hautschicht den Durchtritt nach den Bedürfnissen der Zelle zu regulieren (siehe Abschn. II). Die Hautschicht kann auch in ausgedehntem Grade die Aufnahme von fremden Stoffen verhindern. Auch wenn unsere bisherigen Kenntnisse der Permeabilität noch nicht hinreichend tief sind, ja sogar wenn nichts hierüber bekannt wäre, müßte man doch als selbstverständlich annehmen, daß aus der Zelle höchstens bloß direkt produzierte Stoffe abgegeben werden, nicht aber die chemischen Bestandteile des Stoffwechselapparates, denn dieser würde ja dann keine konstanten Fähigkeiten, Arteigenschaften, entfalten können.

Alle Eigenschaften und Fähigkeiten eines fertigen Organismus wurzeln in der Zelle und haben wohl immer etwas mit dem Stoffwechsel zu tun. Die Entwicklung ist also die Geschichte von gesetzmäßigen Änderungen in den chemisch-physikalischen Funktionen der Zelle. Um die Entwicklungsänderungen auszulösen, sind zumeist äußere Bedingungen erforderlich. Diese greifen aber immer nur ingangsetzend ein. Es gibt keine Beispiele dafür, daß die Bedingungen ergänzend auf die Stoffwechselmaschinerie wirkten, d. h. neue Eigenschaften hinzulegt. Alle Erfahrungen gehen dahin, daß die „spezifische Struktur“ (KLEBS) der Zelle während der Entwicklung intakt bleibt. Dies gilt nicht nur für die einzelligen, wo die Bedingungen ziemlich einfach sind, sondern in gleichem Grad für die mehrzelligen Organismen, obwohl die Beeinflussung seitens der Nachbarn, denen die Zellen ausgesetzt sind, recht verwickelt sein dürften. Denn entwicklungsmechanische Studien der letzten Jahrzehnte haben immer deutlicher gezeigt, daß die Zellen eines zusammengesetzten Organismus äquipotentiell hinsichtlich der Anlagen sind, daß m. a. W. jede von ihnen den Keim eines neuen artgleichen Individuums in sich trägt.

Diese Tatsache der idioplasmatischen Identität sämtlicher lebenden Zellen eines Individuums hat hohe Bedeutung für die Theorie der Entwicklung vom chemisch-physikalischen Standpunkt. Das Idioplasma ist von diesem Standpunkt keine Qualitätssubstanz, die dem gewöhnlichen Plasma beigemischt wäre, und — man weiß nicht auf welche Weise — dieses unter seine Herrschaft bannen sollte, sondern ist einfach der Inbegriff des gesamten Protoplasmas einer Zelle unter Absehung von der Quantität. Wir haben vorher erwähnt (S. 66), daß der Idioplasmabegriff das theoretische Minimum einer vollwertigen Zelle zum Ausdruck bringt. Es liegt kein Grund vor, die Funktion des Protoplasmas als vererbungs-tragende Substanz von seinen übrigen Funktionen loszureißen und an ein hypothetisches Substrat, „Idiosomen“ usw. zu binden. Es ist viel besser, die Entwicklung der erblichen Eigenschaften als Spezialfall der allgemeinen Stoffproduktion der Zelle zu betrachten. Wir sahen vorhin, daß die Gliederung des Stoffwechsels ein ganz allgemeines Phänomen ist. Auch das fundamentale Leben einer Zelle, Assimilation, Atmung, Fortpflanzung setzt eine Gliederung voraus. Die gewöhnlichsten Regulationen wären ohne eine solche nicht verständlich. Da wir nun aber schon in dem allgemeinen Stoffwechsel eine so auffallende Unabhängigkeit der einzelnen Funktionen voneinander bemerken, so bietet es keine Schwierigkeiten, die Entwicklung der erblichen Eigenschaften in Analogie mit Atmung, Stärkebildung usw. zu betrachten. Übrigens hat ja die Vererbungsforschung eine Anzahl von mendelnden Stoffwechseleigenschaften nachgewiesen. Eine strenge Grenze zwischen den verschiedenen „Merkmalen“ der Zelle läßt sich also jedenfalls nicht ziehen.

Wir kommen nunmehr zu der Frage, wie man sich vom Standpunkt unserer Theorie den Latenzzustand und die Entfaltung der erblichen Anlagen vorstellen soll. Diese Frage hängt eng zusammen mit einer anderen von dem allgemeinen Charakter der chemisch-dynamischen Organisation der Zelle. Wir haben schon bei der energetischen Behandlung dieses Gegenstandes Gelegenheit gehabt, die wichtige Tatsache hervorzuheben, daß die Zelle, da sie von außen nur relativ

einfache Stoffe aufnimmt, selbst alle die chemischen Reaktionsketten gebrauchsfertig haben muß, aus deren Tätigkeit erstens alle die konstituierenden Stoffe des Plasmas und zweitens alle speziellen Produkte hervorgehen. Dies liegt ja im Wesen der Zelle. Auch in der Embryonalzelle muß die stoffliche Unterlage aller speziellen „Eigenschaften“ da sein.

Nun kann man sich dies wohl nur so vorstellen, daß alle chemischen Körper, die die Reaktionsketten darstellen, schon im Embryonalplasma anwesend sind, obwohl in sehr kleinen Mengen. Die Erfahrungen der chemischen Reaktionslehre gehen im allgemeinen dahin, daß Umsetzungen stufenweise erfolgen. Die durch sehr einfache Formeln darstellbaren Prozesse der Kohlensäureassimilation, der Atmung usw. sind chemisch sicher recht verwickelt. Auch andere synthetische oder abbauende Reaktionen in der Zelle dürften durch viele Zwischenreaktionen ausgezeichnet sein. Nun braucht man selbstverständlich nicht anzunehmen, daß alle Komponenten einer langen und verwickelten Reaktionskette immer fertig da sein müssen, sondern es dürfte komplexe Stoffe geben, die in einem gegebenen Augenblick durch ihren Zerfall eine ganze Anzahl von Stoffen in die Welt setzen. Allein es macht nur einen kleinen Unterschied, ob man die freie Anwesenheit der Stoffe einer Reaktionskette annimmt oder sich dieselben gleichsam in einer komplexen Verbindung eingeschachtelt vorstellt.

Aus dem Gesagten erhellt, daß diejenigen chemischen Reaktionen, die zwecks Realisierung der erblichen Eigenschaften in den Zellen ablaufen müssen, in dem Embryonalplasma stofflich gut vorbereitet sind und daß es eigentlich nur eines Ingangsetzens der Reaktionen, bezw. einer Geschwindigkeitssteigerung bedarf, um ein sichtbares Ergebnis hervorzubringen. Solche Geschwindigkeitserhöhung kann, wie vorher dargelegt, auf verschiedene Weise stattfinden. Am ehesten hat man wohl an Enzyme zu denken, ohne damit die Zelle gerade einen „Fermentorganismus“ (WIGAND 1888) zu nennen. Ein Enzym kann natürlich eine ganze Reihe von Reaktionen beherrschen, wenn z. B. eine von ihnen, im Gegensatz zu den anderen, an sich sehr träge verläuft. Wenn sodann das Enzym diese eine Reaktion beschleunigt, so tritt nach dem Gesetz der Massenwirkung, Umsatz in der ganzen Reihe ein. Als Katalysator für Entwicklungsvorgänge wäre auch das Licht zu nennen, ferner anorganische Ionen. Selbstverständlich könnten schon durch kolloidchemische Bedingungsänderungen (Salzwirkung usw.) entsprechende Tätigkeitsänderungen in den chemischen Systemen hervorgerufen werden. Da es sich hier nur um Darstellung des Prinzipiellen handelt, können wir nicht auf eine nähere Betrachtung der organischen Entwicklung vom chemisch-physikalischen Standpunkt eingehen, sondern müssen uns mit kurzen Andeutungen begnügen.

6. Theorien der Elementarstruktur der Zelle. Die chemisch-physikalische Theorie der Entwicklung, deren Umrisse wir im Vorstehenden zu ziehen versucht haben, erkennt keine besondere, von der physikalischen und chemischen Organisation der Zelle gesonderte Elementarstruktur an. Die im vorhergehenden Paragraphen geschilderte, feinere physikalische Organisation ist die Elementarstruktur. Eine andere anzunehmen hat man nicht nötig, denn die wichtigsten Lebens-

eigenschaften, einbegriffen die Entwicklung, lassen sich, wie wir gesehen haben, ohne größere Schwierigkeiten unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen.

Früher, ehe noch die chemisch-physikalische Betrachtungsweise bekannt war oder sich noch nicht durchgerungen hatte, sah man sich aus theoretischen Gründen veranlaßt, neben dem „gewöhnlichen“ Plasma noch ein besonderes Idioplasma anzunehmen. NÄGELI (1884), von dem diese Unterscheidung stammt, läßt das „Ernährungsplasma“ — von späteren Forschern häufig „Trophoplasma“ genannt — die elementaren Funktionen des Lebens übernehmen, das Idioplasma, das er sich in Form eines feinen Strang- oder Netzwerkes von Mizellarfäden vorstellt, soll vornehmlich die erblichen Eigenschaften tragen. Diese dualistische Betrachtungsweise kehrt in sehr vielen Spekulationen über Vererbung und Entwicklung wieder. WEISMANN (1887) nennt die Vererbungssubstanz „Keimplasma“. HATSCHEK (1905) schuf neuerdings die Begriffe „Generatül“ und „Ergatül“ (= „gewöhnliches“ Plasma) usw.

Bald entstand die Vorstellung, daß das Idioplasma im Zellkern untergebracht wäre (vgl. S. 47). O. HERTWIG (1884) und STRASBURGER (1884) sind die ersten Vertreter dieser Theorie. Die Hypothese von dem Kern, bzw. den Chromosomen als Vererbungsträger *par préférence* ist von mehreren Forschern und auch von mir kritisch erörtert worden¹⁾. Hiervon abgesehen sei hier zunächst bemerkt, daß eine Trennung der „Ernährungsfunktion“ und der „Vererbungsfunktion“ der Zelle, wie vorhin erwähnt, nicht notwendig erscheint und in vielen Fällen sogar

¹⁾ Siehe z. B. CZAPEK, 1905; M. VERWORN, 1915, S. 640ff; LUNDEGÄRDH, 1910, S. 285; O. HERTWIG steht in einer späteren Arbeit (1911) noch auf dem Standpunkt, daß die Eigenart einer Zelle in viel höherem Maße durch das Idioplasma als durch das Ernährungsplasma bestimmt werde (S. 872). Aber es wäre ja eben zu beweisen, daß ein solches Idioplasma existiere, und dies gelingt nicht durch noch so viele Argumente für die Wichtigkeit des Kerns. Ein Idioplasma im Sinne von NÄGELI und O. HERTWIG würde aus Stoffen bestehen, die die Umsetzungen im Plasma in besondere Bahnen lenkten. Dies wäre nur möglich, wenn die hypothetischen Stoffe eine geradezu explosionsartige Wirkung hätten, also ganz neue chemische Reaktionsketten hervorbrächten, eine etwas phantastische Annahme. Wären die hypothetischen Vererbungsstoffe dagegen — wie viele annehmen — enzymatischer Natur, so vermöchten sie ja nur schon vorhandene Reaktionen zu beschleunigen, d. h. Umsetzungen in Gang zu setzen, die in der gesamten chemischen Maschinerie vorgebildet sind. Für die Theorie vom Kern als „Vererbungsträger“ wäre ja eine solche Ausdeutung ziemlich unwillkommen, man müßte in diesem Falle dem Cytoplasma eine wahrhaft proteusartige Mannigfaltigkeit des potentiellen Könnens einräumen. Es wäre auch denkbar, daß der Kern in verdichtetem Zustand einen wesentlichen Teil der gesamten chemischen Maschinerie der Zelle enthielte — etwa so, daß die Nucleoproteide bei ihrem Abbau einer Reihe von Stoffen ihre Entstehung geben. Nichtsdestoweniger muß man annehmen, daß ein gewisser Teil immer dem Cytoplasma überlassen ist und daß ohne ihn die Tätigkeit der Kernmaschinerie sich nicht realisiert. Wie man immer die Sache drehen mag, so kommt man auf die Forderung nach experimenteller Untersuchung zurück, um die Richtigkeit der einen oder anderen theoretischen Möglichkeit zu prüfen. Daß aber die HERTWIG-STRASBURGERsche Theorie hierbei als Arbeitshypothese dienen könnte, will ich bestreiten. Sie ist hierzu viel zu wenig durchdacht und wurzelt in einer rein theoretischen Spekulation über die Dualität des Plasmas. Ehe man an die experimentelle Prüfung der Tatsachen herantritt, muß das Problem durchdacht werden und man muß hierbei das über die chemische und physikalische Organisation der Zelle wirklich Bekannte aufnehmen. Über die neueren Tatsachen hinsichtlich der Rolle der Chromosomen bei der Vererbung siehe TISCHLER 1920 und den von ihm bearbeiteten Abschnitt „Karyologie“ dieses Handbuches (Bd. II).

irreführend ist. Das „Ernährungsleben“ und das „Vererbungsleben“ der Zelle sind in der Tat so innig verwebt, daß die scharfe Trennung der Begriffe, die man in der Theorie wohl verteidigen kann, kaum mit den faktischen Kenntnissen der Zellphysiologie vereinbar ist. Was nun ferner die angebliche Lokalisation von Vererbungssubstanzen im Kern anbetrifft, so ist es selbstverständlich, daß bei der Lokalisation der für das Leben und die Entwicklung unentbehrlichen Nucleoproteide im Zellkern die richtige Verteilung der Chromosomen bei der Karyokinese überaus wichtig erscheint. Über diese Tatsache hinaus reichen aber die bisherigen Erfahrungen der Cytologie nicht, so zahlreich sie auch sind. Die Anwesenheit des Kerns ist schon für das allgemeine Zelleben notwendig (S. 74). So bleibt immerhin die zeitgemäße Vorstellung die, daß in dem Kern ein bestimmter Teil der sich auch über das Cytoplasma erstreckenden Reaktionsketten des Stoffwechsels untergebracht ist. Ja, man könnte wohl auch einräumen, daß der Kern als Sammelglieder, d. h. in „verdichtetem“ Zustand ganze Reaktionsreihen enthielte. Es wäre wohl auch nicht befremdend, dem Kern ganz abgeschlossene Chemismen, in Analogie mit der Assimilationstätigkeit der Chromatophoren, zuzuschreiben. Alles dies von der möglichen Funktion des Kernes muß experimentell erforscht werden und hat nichts mit der dualistischen Theorie vom Idioplasma und Trophoplasma zu tun. Die Hypothese vom Kern als Vererbungsträger wird übrigens nicht wahrscheinlicher, wenn man mit HAGEDOORN die Annahme macht, daß die Vererbungsstoffe autokatalytische Substanzen wären.

Lehnt man die Begriffe „Idioplasma“ und „Trophoplasma“ in ihrer dogmatischen Fassung ab, so wird die Frage des Einflusses des Kerns auf das Cytoplasma ein fesselndes Problem der experimentellen Zellphysiologie. Es ist wirklich an der Zeit, daß man das Gerüst vorgefaßter morphologisch-spekulativer Meinungen und Distinktionen, die immer wieder um die „Vererbung“ kreisen, wie die Fliege um das Licht, definitiv verläßt und mit freiem Geist an die wirklichen Zellprobleme herantritt. Man wird sodann wohl finden, daß diese „Vererbung“ eine untergeordnete Frage der Zellenlehre ist, die ihre scheinbar hohe Bedeutung nur deswegen bekommen hat, weil man so wenige andere Gesichtspunkte für die Zellfunktion hatte. Man wird vielleicht die Entdeckung machen, daß das Essentielle bei der Vererbung nur ein Plus oder Minus, ein Mehr oder Weniger sei und folglich nur leichte Modifikationen des Stoffwechsels, etwa in der Geschwindigkeit der Reaktionsketten betreffe. Ja, es wäre wohl auch denkbar, daß diese Modifikationen nicht chemisch und physikalisch in gewöhnlichem Verstand wären, sondern sogar an die Atomkonstitution gebunden wären. Nun, das Feld der Spekulationen ist ja frei, ich habe nur nochmals hervorheben wollen, daß mit der dualistischen Annahme von Vererbungsträger und Trophoplasma das Problem von vornherein beschnitten wird.

Die dualistische Theorie des Plasmas trat als ein rein logisches Produkt in die Welt. Die Beobachtung der immer wiederkehrenden Eigenschaften aufeinanderfolgender Generationen, trotz Variationen der Größe der Zellformen usw. zwang die Vorstellung von irgendwelchen determinierenden Faktoren hervor. Das Richtige wäre hier etwa mit DRIESCH (1894) bei diesem induktiven Schluß zu bleiben und ganz

allgemein von Potenzen zu sprechen. Aber man widerstand nicht dem Drange nach materieller Anschaulichkeit und so wucherten alle diese Vorstellungen von einer distinkten materiellen Vererbungssubstanz, wo nur der Begriff sein sollte.

Der Drang nach Materialisierung von Begriffen ist ja an und für sich gut und notwendig, aber man griff hier zunächst zu allzu groben Vorstellungen, weil die tatsächlichen Kenntnisse der feineren Organisation der Zelle sehr dürftig waren. Erst die neueren physikalisch-chemischen Errungenschaften, auf die Zelle angewandt, ermöglichten es, einigermaßen befriedigende Vorstellungen von der Zellmechanik zu entwickeln, obwohl zugestanden werden muß, daß wir noch sehr weit entfernt sind von einem auch nur prinzipiellen Verständnis des Zellenlebens. Es wird auch unter den Biologen heute eine Reaktion bemerkbar, indem man einerseits auf den Standpunkt DRIESCHS zurückging und jetzt etwa mit JOHANNSEN (1914) einfach von „Genen“ spricht, um das Etwas bei der Vererbung anzudeuten, über dessen materielle Beschaffenheit man keine bestimmte Vorstellung hegen kann, anderseits sich auf physikalisch-chemisches Experimentalstudium wirft und sich hierbei von der deduktiven Vorstellungswelt der achtziger und neunziger Jahre des vorigen Jahrhunderts endgültig lossagt.

Die Theorie einer besonderen Vererbungssubstanz entwickelte sich bald dahin, daß man in ihr eine feinere Struktur annahm. Schon NÄGELI (1884) hegte sehr detaillierte Ansichten über die Struktur des Idioplasmas. Bald darauf wurde eine auf DARWIN und SPENCER zurückgehende Vorstellung in modifizierter Form von DE VRIES aufgenommen und gewann allgemeine Verbreitung.

DARWIN (1873, Kap. 27) nahm „gemmules“ oder „Keimchen“ an, welche von den Zellen abgesondert und in die Körpersäfte abgegeben würden. Diese Keimchen sollten sich später an den Orten der Neubildung niederschlagen und die Kontinuität der Entwicklung, bezw. die Vererbung veranlassen. Diese etwas phantastische Theorie wurde später von DE VRIES (1889, 1902) derart umgestaltet, daß die nunmehr zu Pangen genannten getauften Keimchen nicht aus der Zelle hinauswanderten, sondern hier blieben und bei der Ontogenese sukzessive in Tätigkeit versetzt würden. DE VRIES' Pangene sind also stoffliche Vererbungsträger in individualisierter Gestalt, mit Vermehrungsvermögen begabt.

Der Begriff Pangen stimmt so ziemlich mit ROUX' „Idioplason“ überein, womit Körperchen gemeint sind, die außer dem Vermögen zu Selbsterhaltung, Selbstteilung, Selbstgestaltung usw. auch mit der besonderen Fähigkeit begabt sein sollen, gestaltende Wirkung auf andere Teile des Plasmas auszuüben (ROUX 1895, 1912). Ähnliche Vorstellungen liegen auch den Begriffen Plasomen (WIESNER 1892), Biophoren (WEISMAN 1892), Bioblasten (O. HERTWIG 1909, S. 60) usw. zugrunde.

Das Gemeinsame dieser Vorstellungen, die wir unter dem Namen Pangentheorie zusammenfassen können, ist, außer der Annahme einer besonderen Vererbungssubstanz, die Anwendung des Korpuskelprinzips. Schon H. SPENCER stellte den Begriff „physiologische Einheiten“ auf. Hierunter verstand er kleinste, mit den allgemeinen Merkmalen der lebenden Substanz ausgerüstete Teile. Seitdem haben mehrere Forscher

die Auffassung entwickelt, daß die Zelle aus winzigen Elementareinheiten aufgebaut wird. Außer den oben Genannten wären noch zu nennen ALTMANN (1890), HEIDENHAIN (1907) u. a.

Die meisten Forscher, die die Pangentheorie übernehmen, erblicken in ihr ein Gegenstück zur Atomlehre der Chemie und Physik. Wie die Moleküle und Atome die letzten Einheiten der leblosen Materie sind, so sollen die Pangene die letzten noch mit den Fundamenteigenschaften des Lebens, also Selbsterhaltung, Wachstum, Fortpflanzung ausgerüstete Elemente der lebenden Substanz sein. Die Analogie ist aber ziemlich schief. Denn die Atome haben nichts von den allgemeinen Eigenschaften des zusammengesetzten Stoffes. Sogar die Moleküle sind auch physikalisch ganz andersartig als die Molekülverbände, deren Eigenschaften eben durch die besondere Art entstehen, wie die Moleküle zusammenwirken. Man geht bei der Pangentheorie von der willkürlichen Annahme aus, daß es eine durch und durch lebende Substanz gäbe. Mit dieser Annahme steht und fällt die ganze Pangentheorie. Nun hat die experimentelle Zellforschung längst die Hypothese der durch und durch lebenden Substanz aufgeben müssen. Das Leben ist die Summe der Lebenseigenschaften und zu der Entfaltung dieser ist eine Zusammenwirkung der verschiedenen Teile der Zelle erforderlich. Eine folgerechte Durchführung des Atomgedankens löst die lebende Substanz in die verwickelten Komponenten der chemischen und physikalischen Organisation der Zelle auf. Durch das Zusammenwirken dieser verschiedenen Stoffe und physikalischen Zustände entstehen die Äußerungen des Lebens ebenso wie durch Zusammenwirken der verschiedenen Atome die Eigenschaften eines chemischen Körpers. Die Pangentheorie verfälscht von vornherein das Problem des Lebens, indem sie die Lebenseigenschaften, die man erklären sollte, in unsichtbare Elementarteile verlegt. Sie verfährt hierbei gerade entgegen der Atomtheorie, die den Atomen selbst so wenige Eigenschaften wie möglich zuerteilt, um statt dessen die Eigenschaften der Materie durch die Art, auf welche die Atome gruppiert sind oder zusammenwirken, zu erklären.

Mit dieser prinzipiellen Abweisung der Pangentheorie wird selbstverständlich die Möglichkeit nicht gelehnet, daß es im Plasma auch andere und kleinere Organe als Kern und Chromatophoren geben könnte (S. 68, 80). Betreffs der Pangentheorie ist ferner noch zu bemerken, daß es keine scharfe Grenze zwischen lebend und leblos gibt; die Atmung dauert in toten Zellen eine Zeitlang fort, an toten Körpern können Bewegungen, Wachstum und Teilung usw. leicht nachgeahmt werden und die Chemie hat die Vorgänge der Eiweißsynthese, Kohlehydratsynthese, Fermentation usw. teilweise nachahmen können. Die lebende Substanz weicht also nicht so sehr in den einzelnen Leistungen von der leblosen ab, wohl aber in der Kombination von Leistungen, in der außerordentlichen Feinheit und Mannigfaltigkeit derselben.

In der chemisch-physikalischen Theorie der Zelle gibt es keinen Platz für Pangene. Wie wir nicht annehmen können, daß es einen besonderen lebenden Stoff (Biogen) gibt, um den sich der übrige Stoffwechsel in untergeordneter Weise gruppieren sollte (vgl. S. 196), so können wir auch nicht die Merkmale des Zelllebens über kleinste Teile einer Metastruktur zerstreut denken. Das Protoplasma ist sicher keine gleichförmige Mischung. Es besitzt im Gegenteil eine sehr verwickelte Meta-

struktur, womit auch eine entsprechende Gliederung des Chemismus gegeben ist (vgl. S. 185 und 196).

Vom Standpunkt der chemisch-physikalischen Theorie ist der Begriff Elementarstruktur ein Endbegriff, ein letztes Ziel. Denn ebenso fruchtbar wie sich die Auffassung des Plasmas als ein System koexistierender Phasen und als dynamisches Gleichgewicht gezeigt hat, ebenso sinnlos wäre es heute, die Frage zu stellen, wie das alles im Detail aussieht. Die Elementarstruktur ist von unserem Standpunkt nicht nur in der physikalischen Anordnung zu suchen, also eine Frage der Kolloidlehre, sondern ebenso sehr in der chemischen Zusammensetzung. Durch die chemischen Theorien über Atmung, Assimilation usw. ist nur der erste Schritt zu dem Durchschauen des Lebensmechanismus getan. Erst wenn die chemischen Erfahrungen bis an die Konstitution, Größenverhältnisse und Bewegungen der Moleküle und Ionen vorgedrungen sind, d. h. eine völlige Verknüpfung zwischen Chemie und Kolloidlehre erreicht ist, kann man etwas mit Gewißheit über die wahre innerste Struktur der lebenden Substanz aussagen.

Die Pangentheorie erstrebt, wie erwähnt, bewußt im Anschluß an den sichtbaren Bau eine Vorstellung über die unsichtbare Struktur¹⁾. Sie verfährt hierbei, wie wenn man aus der äußeren Form eines Kristalls auf die Form der Moleküle schließen wollte. Man vernachlässigt die Erfahrung. Zwar sind alle Körper aus kleineren Körpern zusammengesetzt; über die Korpuskulartheorie (inkl. das Einschachtelungsprinzip) kommen wir nicht hinaus. Aber ähnliche Systeme und Formen wiederholen sich bei Verkleinerung der Dimensionen in der Regel nicht. Die Zellen sind keine Abbilder des Körpers, die Zellorgane keine Abbilder der Zelle. Die Zelle ist auch kein Aggregat von Miniaturzellen, sondern ein Mikrokosmos, der sich aus den verschiedensten Elementen aufbaut. Jedes Molekel ist ein System von Atomen und jedes Atom wiederum ein System von Elektronen: Die Korpuskeln ändern also, wenn man vom System zum System geht, ganz den Charakter, die Materie weist sozusagen Sprünge auf. Man darf daher schon a priori erwarten, daß die sichtbare Struktur der Zelle nicht, wie HEIDENHAIN (1907, S. 489) u. a. glauben, allmählich, ohne merkliche Grenze, d. h. ohne jede Systemveränderung, in die Metastruktur hinüberfließt.

HEIDENHAIN sagt im Anschluß an WIESNER: Die Teilung der Chromosomen wird durch die Teilungsfähigkeit der „Chromiolen“ (angebliche sichtbare Elementarkörper) bedingt. Wieso? Wenn man gesagt hätte, daß das Wachstum der Chromosomen auf der Fortpflanzung seiner Teile beruhe, so wäre dies gut verständlich, und auch wenn man sagte, daß der Teilung in der Regel ein entsprechendes Wachstum vorausgehe, so ist auch dagegen nichts einzuwenden. Aber zu behaupten, daß die Teilung eines Körpers durch Teilung seiner kleinsten Teile kausal bedingt wäre, ist ebenso verkehrt als wenn man glaubhaft machen wollte, daß die Ursache des tropfigen Zerfalls eines Wasserstrahls die Spaltung der Moleküle sei! Theorien wie die von HEIDENHAIN erinnern recht lebhaft an DESCARTES' Lebensgeister und andere mechanische Spekulationen dieses

¹⁾ Vgl. die Äußerungen bei PFEFFER, 1897, S. 41; O. HERTWIG, 1909, S. 56; M. HEIDENHAIN, 1907 u. a.

großen Denkers oder seiner Nachfolger. Aber sie wirken auch direkt schädlich, da sie leicht eine einseitige Verwertung gewisser mikroskopischer Strukturerscheinungen mitbringen, wie namentlich HEIDENHAINs Lehre von der stetigen Wiederkehr derselben Elemente in verschiedener Dimension. Von verschiedenartigen Fixierungsmitteln gelten vielfach nur diejenigen als gut, die die theoretisch gewollte Struktur hervorrufen, wie die Arbeiten von ALTMANN (Granula), HEIDENHAIN (Chromiolen usw.) u. a. lehren (vgl. Abschn. 2). Ein ähnliches Beispiel bieten die WIESNERschen Dermatosomen¹⁾.

Ich habe in der von HEIDENHAIN ausführlich und energisch vertretenen Theorie ein Beispiel der einseitigsten und praktisch folgeschwersten Form der Lehre von den Lebenseinheiten geben wollen. Überhaupt kann man auch wohl sagen, daß die Idee von Lebenseinheiten und Vererbungsträgern keinen guten Einfluß auf die Cytologie ausgeübt hat (vgl. S. 55). Bestenfalls ist die Pangentheorie ziemlich harmlos und entsprechend unnötig, wie z. B. bei ROUX, der viel Mühe darauf verwendet hat, die Vorgänge der Entwicklung begrifflich zu analysieren. Diese Analyse bekommt m. E. in keiner Weise höheren Wert durch Kombination mit Hypothesen über materielle Träger. Oder die Pangentheorie vertritt die Neigung, sich mit der Mizellartheorie NÄGELIS zu verbinden, wie z. B. bei PFEFFER. Dieser Forscher identifiziert die Lebenseinheiten physikalisch-chemisch mit Mizellen (= Molekülaggregate) oder Mizellkomplexen²⁾. Nun kann NÄGELIS Theorie heute nur ein sehr beschränkter Wert beigelegt werden, weil wir wissen, daß der Kolloidzustand des Plasmas großen Schwankungen unterworfen ist (S. 185 ff.). Die Mizelle sind Spezialformen des Kolloidzustandes. Wenn man nun aber solchen Molekülkomplexen die elementaren Eigenschaften des Lebens zuschreiben will, so ist dies nichts anderes als PFLÜGERS Riesenmolekülhypothese in verzweigter und vervielfältigter Auflage, oder man nähert sich bedenklich den Theorien vom lebenden Eiweiß, bzw. der Biogentheorie. Das physiologische Gegenstück zu der morphologisch betonten Pangentheorie wird folglich die Hypothese von lebenden Molekülkomplexen, die wir früher zurückgewiesen haben.

Ganz kürzlich hat A. MEYER (1920) eine Modernisierung der Pangentheorie versucht. Er weist ausführlich auf die sehr wechselnden Mengenverhältnisse der chemischen Bestandteile des Protoplasmas, namentlich der Eiweißkörper hin und kommt so zu dem Schluß, daß das eigentliche Cytoplasma eine homogene eiweißfreie Flüssigkeit sei, in der wechselnde Mengen submikroskopischer oder mikroskopischer Teile („Ante“) von den chemisch nachweisbaren ergastischen Stoffen verteilt (suspendiert) sind. Das eigentliche Protoplasma soll aus hypothetischen amikroskopischen Körpern, „Vitülen“, bestehen, die die „vererbte Maschinenstruktur“ des Protoplasten tragen sollen. Diese Hypothese unterscheidet sich von den sonstigen Pangen- bzw. Biogentheorien nur durch ihre konsequente Durchführung unter Berücksichtigung physikalischer Gesichtspunkte. Sie hat die dualistische Vorstellung von tropho- und idioplastischen Elementen zur Grundlage.

¹⁾ J. WIESNER, 1892. Vgl. PFEFFER, 1897 I, S. 69.

²⁾ PFEFFER, 1897, S. 67.

Wenn A. MEYER aus der Tatsache, daß es Cytoplasma gibt, in dem man kein Eiweiß chemisch nachweisen konnte, oder daß die Nucleoproteide im Kern anscheinend fehlen können, den Schluß zieht, daß Eiweiß und Nucleoproteide ergastisch („trophisch“) wären, d. h. sich nicht an der vererbaren „Maschinenstruktur des Protoplasten“ beteiligen könnten, so begeht er den Fehler, Quantität und Qualität zu vermischen. Chemischer Nichtnachweis eines Stoffes beweist keineswegs absolute Abwesenheit (vgl. S. 199). Höchstwahrscheinlich würde eine beschränkte Zahl von Molekülen oder Molekülaggregaten genügen, um die Vererbung zu besorgen. Die echte Vererbung ist ja überhaupt nicht Sache der Quantität, sondern der Qualität. Das chemisch nachgewiesene Vorkommen oder Fehlen von Stoffen taugt überhaupt nicht als Beweisgrund für Spekulationen über die Elementarstruktur.

Zweiter Abschnitt

Das Cytoplasma

Von

HENRIK LUNDEGÅRDH

I. Morphologie, Struktur und Aggregatzustand des Cytoplasma.

1. Charakteristik und Nomenklatur.

Der Begriff Cytoplasma oder Zellplasma wurde von STRASBURGER (1882) eingeführt, um die nach Wegnahme von Kern und Plastiden zurückbleibenden Teile des Protoplasten zu bezeichnen. Die Zoologen nennen im Anschluß an die ältere Nomenklatur zuweilen noch diesen Teil schlechtweg „Protoplasma“ und denken sich den Kern und die Plastiden (Trophoplasten) als lebende Einschlüsse in demselben (vgl. WILSON 1906, S. 2). Das Cytoplasma ist eine lebende Substanz und wir müssen von seiner Grundmasse als leblose Einschlüsse teils die ergastischen oder metaplasmatischen Bildungen (s. S. 65), teils die Vakuolen bezw. den Saft Raum unterscheiden. Eine bestimmte Form und Struktur können wir dagegen nicht mit dem Begriff Cytoplasma verbinden (vgl. 2 u. 3), sondern müssen uns an mehr physiologische Merkmale halten, wie Reizbeweglichkeit, Atmungs- und Assimilationsfähigkeit, Wachstums- und Teilungsvermögen. Über den Aggregatzustand siehe Kap. 4.

Das Cytoplasma betätigt sich, im Gegensatz zum Kern, unmittelbar an fast allen Vorgängen in der Zelle, wie Bewegung, Wachstum, Wandbildung, Nahrungsumsatz usw. Ihm kommt eine proteusartige Mannigfaltigkeit der Funktion zu und demgemäß ist auch das Strukturbild und die äußere Form wechselnd. Eine weitere Gliederung des Plasmas, etwa in Dermatoplasma (WIESNER 1892), Archoplasma (BOVERI 1888) oder Kinoplasma und Trophoplasma (STRASBURGER 1892, S. 90, 1893, S. 101), worunter man eine speziell haut- oder strahlenbildende bezw. ernährungstätige Modifikation des Cytoplasmas verstanden hat, läßt sich bei kritischer Betrachtung des Tatsachenbestandes nicht aufrechterhalten¹⁾ (siehe Kap. 2). Dagegen kommt dem Cytoplasma die Fähigkeit zu,

¹⁾ Ebenso unwahrscheinlich ist die Annahme von BRASS, 1883, daß verschiedene Schichten des Plasmas verschiedene Funktion hätten, vgl. PFEFFER 1897, S. 40, ZACHARIAS 1895, 1897. Bei gewissen Protozoen kann man dagegen zwischen einer Marksicht (Endoplasma) und einer Rindenschicht (Ektoplasma) unterscheiden. Bei den Pflanzen wird die Hautschicht besser als besonderes Organ betrachtet.

nach Bedarf bestimmte Strukturen oder gar Organe (Polplasmen, Phragmoplasten usw. vgl. S. 80) auszubilden, um dieselben nach vollbrachter Tat wieder verschwinden zu lassen. Eine Sonderstellung unter den aus dem Cytoplasma hervorgehenden Strukturen nehmen die als dauerhafte Organellen zu bezeichnenden Cilien und Centrosomen, ferner die Hautschicht und möglicherweise die Plasmodesmen (vgl. S. 68) ein. Hier liegt — wenigstens betreffs der Hautschicht und der Cilien — eine ausgesprochene Arbeitsteilung vor.

Manchmal kann es schwierig sein, die Abgrenzung des Cytoplasmas von den anderen Organen der Zelle festzustellen. Bei der Hautschicht und auch den Cilien ist keine scharfe Grenze zu sehen. Das Stroma der Plastiden verrät große Verwandtschaft mit dem Cytoplasma und eine Membran scheint hier nicht vorhanden zu sein. Auch der Kern zeigt während der mittleren Stadien der Mitose nur eine sehr diffuse Begrenzung gegen das Cytoplasma und der Kernsaft dürfte vom Cytoplasma aufgesogen werden. Was die Grundstruktur des Cytoplasmas anbetrifft, so kann sie wegen ihres wechselnden Aussehens manchmal nur mit Schwierigkeit von alloplasmatischen Bildungen wie Spindelfäden u. dgl. unterschieden werden und gleiches gilt von den gröberen Strukturbildungen, den Cytosomen (Chondriosomen), die vielfach mit Chromatophoren verwechselt wurden und von ergastischen Einschlüssen anderer Art kaum zu unterscheiden sind. In der Nomenklatur des Cytoplasmas herrscht daher eine gewisse Unsicherheit, die natürlich darauf beruht, daß man einer Strukturbildung den chemischen und physiologischen Charakter nicht ansehen kann, auch wenn Fixierungs- und Färbungsmittel herangezogen werden (über die Sonderung von eigentlichem Cytoplasma und ergastischen Bildungen siehe unten Kap. 3). Nur die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte und überhaupt das Vorkommen der zu bestimmenden Strukturen verhilft hier zum Ziel, auch wenn dieses natürlich nur unter Bezugnahme auf die physiologischen Erfahrungen völlig erreicht wird.

Aus dem Gesagten erhellt, daß man nicht etwa mit A. MEYER, 1920, einzelne Befunde über homogenes Cytoplasma generalisieren und Homogenität (optische Leerheit) als Kriterium für das Cytoplasma im engeren Sinne aufführen darf. Eine Strukturdefinition des Cytoplasma zu geben, bleibt der Zukunft vorbehalten (vgl. auch S. 217f.).

Nach außen wird das Cytoplasma immer durch die Hautschicht begrenzt. Liegt keine weitere Hülle vor, wird das Cytoplasma nackt genannt. Die Hautschicht kann dünner oder massiger, weicher oder starrer sein; das Ektoplasma der Amöben gehört zu den schon spezialisierten Hautschichten und letzteres gilt in noch höherem Grad vom Periplasten der Flagellaten. Kommt eine feste Zellhaut vor, so liegt ihr die Hautschicht unmittelbar an. In Spezialfällen kann das Cytoplasma frei durch die Wandung hinaustreten wie bei den Bacillariaceen durch die Raphe, vielleicht auch bei der Schalenbildung der Dinoflagellaten (SCHÜTT 1899, O. MÜLLER 1899, 1900). Ob auch bei höheren Pflanzen das Plasma außer in besonderen Fällen, wie bei der Befruchtung, aus der abschließenden Hautschicht heraustritt, ist nicht mit Sicherheit bekannt. Das Vorkommen von interzellularem Protoplasma wurde zuerst von RUSSOW und dann von mehreren Forschern behauptet¹⁾. BERTHOLD

¹⁾ RUSSOW, 1883, 1884; BERTHOLD, 1886; BARANETZKI, 1886 u. a. Vgl. KNY, 1900.

will aus theoretischen Gründen sogar ganz allgemein ein extramembranöses Protoplasma haben. KNY, der der Sache kritische Untersuchung gewidmet hat, neigt jedoch trotz anfänglicher Bestätigung der Befunde früherer Forscher zuletzt dahin, das Vorkommen von interzellularem Protoplasma in Abrede zu stellen. Es scheint zumeist bei dem Schneiden herausgeflossenes und in die Interzellularen kapillar eingesogenes Cytoplasma zu sein, das man beobachtet hat¹⁾.

Zusammenfassend bemerken wir, daß das Cytoplasma eine meist zähflüssige, farblose Substanz ist, die ganz durchscheinend oder aber mit körnigen, fädigen, wabigen usw. Strukturen versehen sein kann, die selbstbeweglich und reizbeweglich ist und demgemäß eine wechselnde äußere und innere Morphologie besitzt und die endlich den fürs Leben charakteristischen Stoffwechsel sowie Wachstum und Teilungsvermögen aufweist. In den folgenden Paragraphen werden nun die einzelnen Eigenschaften des Cytoplasmas behandelt. Zuerst seien aber einige methodologische Bemerkungen vorausgeschickt.

2. Bemerkungen über die cytologische Methodik.

Die Ermittlung der Struktur des Cytoplasmas gehört zu den schwierigsten Aufgaben der Mikroskopie. Teils ist es farblos und Strukturen in ihm werden nur infolge ihrer Lichtbrechungsverhältnisse sichtbar. Manches wird daher im lebenden Plasma übersehen. Das Strukturbild wird aber noch mehr verschwommen dadurch, daß man durch die Zellwand hindurchsehen muß und außerdem mit den starken Objektiven natürlich nur einen optischen Querschnitt zu sehen bekommt, der durch Schattenbilder der über und unter der Einstellebene liegenden Strukturen verschleiert wird. Besonders schwierig ist das Studium der Zellen in Geweben, da man nicht Schnitte von nur einer Zellagendicke herstellen kann. Es bedarf deshalb großer und kritischer Aufmerksamkeit dazu, um mit lebendem Material zu mikroskopieren. In neuerer Zeit hat man mit ultravioletter Photographie gute Bilder von ungefärbten Zellen erzielt²⁾. Die für die sichtbaren Strahlen gleichmäßig durchlässigen Zellstrukturen lassen nämlich teilweise die ultravioletten Strahlen nicht hindurch. Namentlich das Karyotin zeichnet sich in diesem Licht schwarz. Leider erfordert das Studium im ultravioletten Licht eine besonders komplizierte und kostspielige Apparatur und ist deshalb wenig in Gebrauch gekommen.

1. Fixierung. Schon frühzeitig versuchte man durch Fixierung, d. h. Überführung des Zellinhaltes in feste Form, das Objekt handlicher und der Beobachtung leichter zugänglich zu machen. Die Fixierung wird durch die Einwirkung koagulierender und überhaupt fällender Mittel auf die Eiweißkörper der Zelle erreicht. Der Zellinhalt verändert hierbei natürlich seine Lichtbrechungsverhältnisse, indem die Strukturen allgemein wasserärmer, deshalb auch leichter sichtbar werden. Schon hieraus erhellt, daß man in dem fixierten Plasma mehr zu sehen pflegt als im lebenden. Durch die Fixierung des Zellinhalts wird es auch erst möglich, die Strukturen zu färben (GERKE 1885), wodurch ja die optische Analyse außerordentlich erleichtert wird.

¹⁾ KNY, 1900, S. 29, 347, 1904, S. 96.

²⁾ KÖHLER, 1904. Über die Benutzung des Fluoreszenzphänomens zu gleichen Zwecken vgl. STÜBEL, 1911; HEMSTÄDT, 1911.

Geschichtlich scheint die Anwendung von Fixierungsmitteln zuerst unter den Medizinern im Gebrauch gekommen zu sein. Die Fixierung zu mikroskopischen Zwecken hat sich ganz natürlich aus der lange benutzten Konservierung der Organe und Gewebe in Alkohol und andern eiweißfällenden Flüssigkeiten entwickelt. Unter diesen erwiesen sich gewisse Säuren, wie Chromsäure, Essigsäure, Osmiumsäure besonders geeignet, wenn es sich um Konservierung der Zellstrukturen handelte. Um 1880 erwarb sich namentlich FLEMMING das Verdienst, eine Reihe cytologische Fixierungsmittel auszuprobieren und bald nachher wurden seine Methoden von STRASBURGER aufgenommen und auf botanische Objekte angewendet¹⁾. Seitdem ist eine große Menge von Fixierungsmitteln und besonders von Mischungen solcher erfunden worden, die häufig den Namen des Entdeckers tragen, wie FLEMMINGS (Chrom-Osmium-Essigsäure), CARNOYS (Essigsäure-Alkohol-Chloroform), KAISERS (Sublimat-Alkohol-Essig) Gemisch usw. Wenn in einzelnen Fällen das eine Gemisch den Vorzug anderen gegenüber gegeben wird, so beruht dies zumeist auf der Fähigkeit, die Gewebe schneller oder langsamer zu durchdringen oder eine bessere oder schlechtere Beizung zwecks Färbung zuwegezubringen. Da man seltener einzelne Zellen fixiert, sondern meist Stücke von Geweben, so ist die Diffusionsgeschwindigkeit des Fixierungsmittels ein wichtiger Faktor, denn ganz allgemein gilt als Vorbedingung einer gelungenen Fixierung das schnelle Eindringen. Wenn mit Gemischen in der Regel die besten Resultate erzielt werden, so beruht dies wohl darauf, daß mit dem schnellen Durchdringungsvermögen eines Komponenten (z. B. der Osmiumsäure) sich die verfestigende und beizende Wirkung anderer (wie Chromsäure, Alkohol) kombiniert²⁾.

Wenn in fixierten und gefärbten Objekten wegen der außerordentlich erhöhten Deutlichkeit und Klarheit des mikroskopischen Bildes (hierbei spielt auch die Möglichkeit, sehr dünne Schnitte herzustellen, eine Rolle) die Schwierigkeiten der Beobachtung auf ein Minimum gebracht worden sind, so treten hier statt dessen andere Hindernisse auf, die die Brauchbarkeit der unmittelbar erzielten Resultate einschränken. Das Ideal einer Fixierungsprozedur, ein erstarrtes Momentbild des lebenden Zustandes zu schaffen, ist noch nicht erreicht, ja es gibt sogar nur ganz unbestimmte Erfahrungen über den Grad der Naturtreue, die mit den einzelnen Flüssigkeiten erreicht wird. Da nun das Fixierungsbild nur insoweit Wert hat, als es die natürliche Struktur des Protoplasmas wiedergibt, so müssen dem Studium fixierter und gefärbter Präparate eingehende, vergleichende Untersuchungen über lebendes Protoplasma und die Wirkung der Fixierungsmittel auf dasselbe vorausgehen. Dies ist eigentlich selbstverständlich, aber die Erfahrung lehrt leider, daß diese Kritik zumeist zu leicht genommen wird. Blicken wir auf die vergangenen Dezennien zurück, so bemerken wir, daß in den siebziger Jahren, bis etwa zum Erscheinen des Standardwerkes FLEMMINGS (1882), ernsthafte Bemühungen gemacht wurden, um eine wirklich kritische Cytomorphologie aufzubauen und tatsächlich wurde in dieser Jugendzeit der Zellmikroskopie das meiste festgestellt, was wir mit Sicherheit über die feinere Struktur

¹⁾ Über die Geschichte der Fixierungstechnik vgl. FLEMMING, 1882; STRASBURGER 1907; A. FISCHER, 1899; H. LUNDEGÄRDH, 1912.

²⁾ Näheres zur Theorie der Fixierung bei LUNDEGÄRDH (1912, S. 223—253).

des lebenden Cytoplasmas wissen. In den siebziger Jahren verhielt man sich so kritisch gegenüber den Fixierungsmitteln, daß einzelne Forscher, wie SCHLEICHER, sogar vor Gebrauch derselben entschieden warnten. Wenn dies übertriebene Skepsis war, so verfiel man leider allzu bald in das entgegengesetzte Extrem, nämlich der Scheu vor dem lebenden Material. Schon STRASBURGERS Buch über Zellteilung und Zellbildung, das in den Jahren 1876—1880 in mehrfacher Auflage erschien, bezeichnet trotz seines großen Wertes im übrigen in methodischer Hinsicht einen entschiedenen Rückschritt, indem dieser Forscher von Anfang an sich

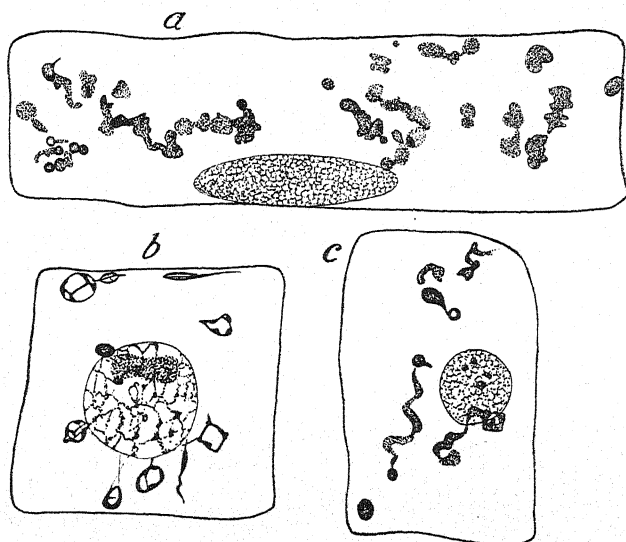


Fig. 96. a Eine Epidermiszelle aus der Wurzelspitze von *Vicia Faba*. Der frische Schnitt wurde auf dem Objektträger in FLEMMINGSche Lösung gebracht. Die unregelmäßigen Klumpen und Klumpenreihen sind durch Deformation der Leukoplasten entstanden (vgl. Fig. 23). b aus einer Wurzel, die während 30 Sekunden in FLEMMINGSche Lösung getaucht, dann abgeschnitten wurde. Hämatoxylinfärbung. c aus einer Wurzel, die während 10 Minuten vor dem Abschneiden in 10-mal verdünnter FLEMMINGScher Lösung verweilt hatte. Die Leukoplasten sind fädig ausgezogen. Hämatoxylin. Nach LUNDEGÅRDH 1910.

recht unkritisch gegenüber den Fixierungsmitteln verhalten hat und ihm sind in dieser Hinsicht fast alle botanischen Cytologen gefolgt. Auch auf zoologischem Gebiet wurde die Unanfechtbarkeit der Fixierungsbilder vielfach zu einem Glaubensartikel erhoben. Ein Fixierungsmittel wurde als vorzüglich bezeichnet, wenn es das hervortreten ließ, was man sehen wollte, z. B. Granula, Spindelfäden und allerlei Strahlungen, „Chromomeren“, Centren usw. Nun läßt sich zwar von vornherein sagen, daß eine gewisse Sauberkeit des mikroskopischen Bildes zu den Kriterien auf ein gutes Fixierungsmittel gehört und betreffs gröberen Strukturbildungen, wie Chromosomen, Vakuolen und Plastiden, läßt häufig schon ein Blick ins Mikroskop erkennen, ob ein gutes oder ein schlechtes Fixierungsmittel zur Verwendung gekommen ist, aber wenn man zu der feineren Struktur des Zellkerns und des Cytoplasmas übergeht, so muß zugestanden werden, daß schöne und saubere Bilder auf sehr verschiedene

Weise entstehen und in den Einzelheiten fundamental verschieden aussehen können, ohne daß man bei Nichtheranziehen des lebenden Materials entscheiden kann, welches naturgetreu sei. Die später zu schildernden Strukturtheorien des Plasmas dürften wenigstens zum Teil darin begründet sein, daß verschiedene Fixierungsmethoden in Verbindung mit einer wechselnden Interpretation des mikroskopischen Bildes auch verschiedene Strukturen im Protoplasma vortäuschen. Auch die sog. Chromomeren der Chromosomen, ferner die sogen. Zug- und Stützfasern der Kernspindel, sind Dinge, die trotz ihres schönen Aussehens nicht unbedingtes Zutrauen einflößen sollten, ehe man ihr Vorhandensein im

lebenden Material kontrolliert hat. Grobe Täuschungen gibt es schon betreffs massigerer Zellstrukturen, wie Plastiden, Nucleolen, ja sogar Kernen, nicht zu gedenken der Plasmafäden u. dgl., wenn man sich daran gewöhnt, nur an schön fixierten und gefärbten Präparaten zu mikroskopieren. Die Plastiden und auch wohl Vakuolen und ergastische Einschlüsse verschiedener Art des Cytoplasmas werden häufig zu Fäden u. dgl. entstellt, was zahlreiche unzuverlässige Angaben über „Chromidien“, Chondriosomen u. dgl.

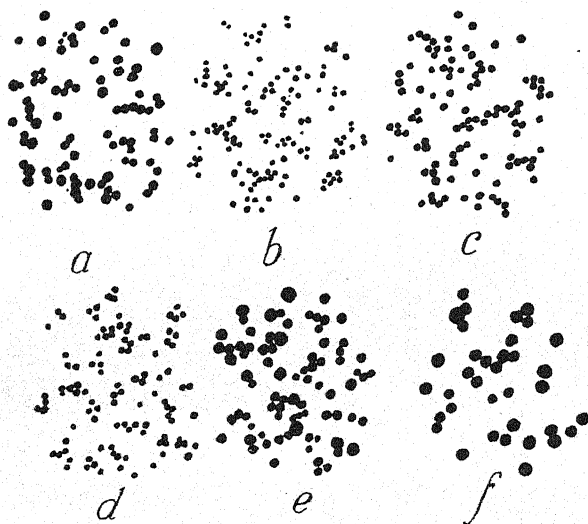


Fig. 97. Fällungsformen (Granula) aus schwach saurer 10% Albuminlösung, gefällt mit a 1proz. Platinchlorid, b 0,5 Chromsäure, c FLEMMING'scher Lösung, d 2,5 Kaliumbichromat. Nach A. FISCHER 1899.

veranlaßt haben dürfte (LUNDEGÅRDH 1910, 1914). Vgl. Fig. 96. Die Nucleolen werden durch alle Fixierungsmittel entstellt, so findet man z. B. die im Leben von mir beobachtete amöboide Form des Nucleolus in der späten Prophase, selten in fixierten Präparaten wieder (LUNDEGÅRDH 1912a, S. 258, A. MEYER 1920, S. 198). Auch die wahre Form der Kerne dürfte selten erhalten werden. Noch mehr gilt dies natürlich für die Form des Cytoplasmas (vgl. hierüber unten).

Die Kritik der Fixierungsmethoden wurde in dankenswerter Weise von A. FISCHER (1899) aufgenommen. Er verfuhr auf andere Weise als FLEMMING, untersuchte also nicht direkt die Einwirkung der Fixierungsmittel auf die lebenden Strukturen, sondern verfolgte die Strukturbildungserscheinungen bei Fällung aus Lösungen von verschiedenen Eiweißstoffen. Verschiedene Lösungen gaben verschieden geformte Niederschläge. FISCHER unterscheidet zwei Haupttypen der Fällungsform: Granula und Gerinnsel. Granulabildner sind z. B. Pepton und Nucleinsäure, während Globin, Casein, Nuclein und andere zu den gerinnselbildenden Eiweißkörpern gehören. Die Niederschläge der Ge-

rinnsebildner erscheinen unter dem Mikroskop bald mehr schollig und häutig-faltig, bald und am häufigsten fein „plasmatisch“, gerüstig und netzig (a. a. O. S. 31). Die Granula erscheinen als isolierte oder paarweise und in kurzen Kettchen oder nach Art der Hefesproßverbände zusammengelagerte Körner von sehr verschiedener Größe (Fig. 97, 98).

FISCHER arbeitete durchgehends mit verdünnten Eiweißlösungen. Über das Verhalten konzentrierterer, zähflüssiger, bzw. gelartiger Lösungen geben die Versuche von HARDY (1899) und W. BERG (1902, 1904) einigen Aufschluß. HARDY untersuchte Gelatine oder Eier-eiweiß, BERG verwendete nucleinsaures Protamin, das mit wenig Wasser eine gallertartige Masse liefert. Nach BERG sollen die Fixierungsmittel auf doppelte Weise wirken. Er scheidet zwischen primärer Fällung, wobei Hohlräume (Vakuolen) in der homogenen Substanz entstehen, bzw. vorhandene verschwinden, und dem Erstarren (eigentlichen Fixieren) der gefällten Strukturen. Die primäre Fällung soll also Artefakte mit sich bringen, aber solche können durch die Anwendung geeigneter Mittel eingeschränkt oder sogar vermieden werden. BERG fand, daß 1 bis 2% Osmiumsäure nahezu ohne Strukturveränderung fixiert, ein Ergebnis, das durch die Praxis bestätigt wird. Alle übrigen Fixierungsmittel sollen dagegen künstliche Vakuolisierung hervorrufen.

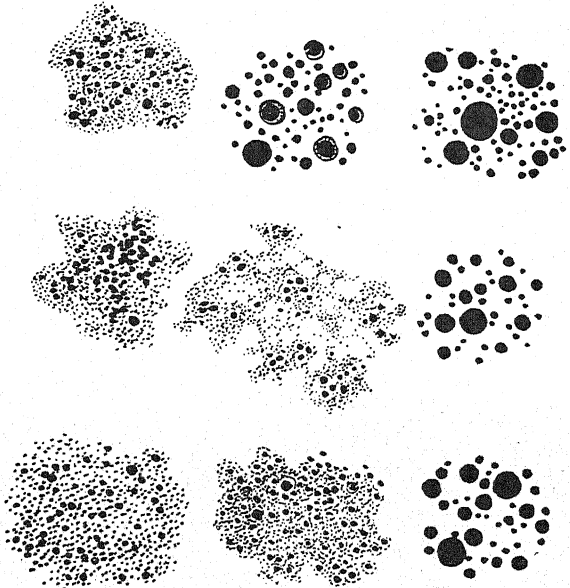


Fig. 98. Fällungsbilder aus Mischungen von Granula- und Gerinnsebildner. Nach A. FISCHER 1899.

Beim Übertragen der Ergebnisse von FISCHER und BERG auf das Gebiet der cytologischen Fixierungsmethodik soll man natürlich mit genügender Vorsicht vorgehen. Überhaupt gilt von den Versuchen der erwähnten Forscher, daß sie viel einfachere Bedingungen als die lebende Zelle darbieten. FISCHERS mit verdünnten Eiweißlösungen gewonnene Ergebnisse dürften auf die Fixierung des zähflüssigen Plasmas nicht direkt anwendbar sein. Dieser Forscher scheint mir in der Kritik der cytologischen Ergebnisse manchmal über das Ziel zu schießen. Dies ist wohl der Grund gewesen, daß sein Werk unter den Cytomorphologen leider wenig beachtet wurde.

Die Ergebnisse HARDYS und BERGS geben zweifellos beachtenswerte Hinweise auf die Fixierung der Chromosomen und ähnlicher fast gelartiger Strukturen, ferner sehr zähflüssigen Plasmas. Der einzig sichere Weg zur Entscheidung über die Naturtreue der Fixierungs-

bilder bleibt jedoch der direkte Vergleich auf FLEMMINGS Art. So fand FLEMMING, daß im homogenen Zellsaft von *Spirogyra* durch Osmiumsäure ein Netzwerk hervorgerufen wird. Ähnliche Ausfällungen können natürlich auch im Plasma, im Phragmoplasten, im Kernsaft entstehen (vgl. auch BERTHOLD 1886, S. 61f).

Die „schlechte Fixierung“ beruht auf Verhältnissen, die wenig Gemeinsames mit den Versuchen von FISCHER und BERG haben. Die schlechte Fixierung beruht nämlich nicht so sehr auf dem Auftreten künstlicher Vakuolen oder Netz- und Fadenstrukturen, sondern darauf, daß die im Leben vorhandenen Strukturen deformiert oder zerstört werden¹⁾. Zu bemerken ist an dieser Stelle, daß nach FISCHER die Fällungsform der gelartigen Eiweißkörper nur auf der Natur der letzteren beruht, nicht aber durch die Natur der Fixierungsflüssigkeit beeinflusst wird. Die Zellstruktur verhält sich dagegen den verschiedenen Flüssigkeiten gegenüber häufig spezifisch verschieden. Die Fixierung wird im allgemeinen um so schwieriger, je leichtflüssiger die Struktur ist. Erfahrungsgemäß gelingt auch die Fixierung des Kerns viel leichter als die des Cytoplasmas, und es ist fraglich, ob überhaupt an eine naturgetreue Fixierung der Struktur des letzteren zu denken ist²⁾.

Als Beispiele für die Branchbarkeit verschiedener Fixierungsmittel bei der Konservierung einer präformierten Struktur seien hier folgende Angaben DEGENS (1905) erwähnt. Die Angaben gelten für die Erhaltung wabiger und nichtwabiger Strukturen in der Infusorie *Glaucoma colpidium*.

Osmiumsäure in 1% Lösung gelatiniert die Struktur in unverändertem Zustand³⁾. In größerer Verdünnung kann trotz sofortiger Tötung beim nachherigen Auswaschen artificielle Wabenstruktur auftreten. Nachfixierung mit Alkohol oder Platinchlorid ist empfehlenswert. Sublimat (7%) fixiert sehr gut, aber außerordentlich stark körnig, weshalb verdünntere Lösungen (1–2%) zu empfehlen sind. Formaldehyd in 2% Lösung fixiert schlechter.

Von Gemischen fixiert die FLEMMINGSche Lösung „sehr gut“, nicht ganz befriedigend wirken HERMANNs Lösung und Osmiumessigsäure. Zu bemerken ist, daß alle Gemische, obwohl sie die präformierte Struktur erhalten, außerdem grobkörnige Füllungen erzeugen, was die Klarheit der Bilder beeinträchtigt.

Weniger gute Fixierungsmittel sind 0,1% Pikrinsäure, Chromsäure, 1% Platinchlorid, 2% Tannin. — Schlecht sind Jodlösung und alle Alkoholgemische, weil sie Schrumpfung bewirken. Alkoholeisessig löst sogar das Cytoplasma teilweise heraus, so daß große Löcher entstehen.

Diese Angaben, die ausschließlich für das Cytoplasma gelten, stimmen so ziemlich mit den praktischen Erfahrungen jedes Cytologen überein. Betreffs besonderer Strukturen, z. B. der Chromosomen, kann ein weiterer Spielraum zugelassen werden, da sie nicht so empfindlich wie das Cytoplasma sind. Außerdem sei hier nochmals auf die besonderen Bedingungen für Fixierung ganzer Gewebe oder Zellgruppen (S. 228) hingewiesen.

A. MEYER (1920, S. 464) untersuchte die Einwirkung verschiedener Fixierungsmittel auf die Cytoplasmastränge von *Tradescantia*-Haaren. Diese bestehen aus einer hyalinen Grundmasse mit eingestreuten Cytosomen („Allinante“) und Fettröpfchen. Vollkommen und blitzschnell fixierend wirkte nur Osmiumsäure (in 0,39%). Goldchloridnatrium tötet erst nach 5 Minuten (1,6%), Quecksilberchlorid nach 2 bis 3 Minuten, ganz ungeeignete Mittel sind Iridiumchlorid, Thalliumsulfat und Bleinitrat. Am besten wirkt also Osmium, dann Gold, nicht so gut Quecksilber und Platin. Die Struktur des homogenen Plasmas scheint durch keines von diesen vier Elementen in

¹⁾ Näheres hierüber s. LUNDEGÄRDH, 1910, S. 329; 1912, S. 232.

²⁾ Die äußere Form des Cytoplasmas (Fäden, Stränge) wird dagegen vorzüglich durch LIDFORSS Osmiumsäuredampfmethodem erhalten (LIDFORSS, 1908; ÅKERMAN, 1915).

³⁾ Vgl. die ähnlichen Erfahrungen von BERG und LIDFORSS.

sichtbarer Weise verändert zu werden. Sind die Lösungen dagegen angesäuert, so treten postmortale Strukturänderungen ein. A. FISCHER (1901, S. 20), der sich von der vorzüglichen Wirkung der reinen Osmiumsäure (1%) auf die homogenen Pseudopodien von *Amoeba proteus* überzeugen konnte, fand bei Behandlung mit 1proz. Osmiumsäure, die mit 1proz. Essigsäure versetzt ist, eine nach 1—2 Minuten einsetzende Trübung; die homogenen Pseudopodien werden feingerüstig, nicht wabig. Längere Vorbehandlung mit reiner Osmiumsäure schützt vor dieser fällenden Wirkung der Essigsäure. Gerüstartige gerinnelige Sekundärfällungen entstanden auch durch Behandlung von osmiumfixiertem Material mit 0,28% Chromsäure und 96% Alkohol. Über die Einwirkung verschiedener Fixierungsmittel auf die Plasmabrücken von *Volvox* siehe Fig. 71, S. 130. Die Figurerklärung soll durch folgende Angaben ergänzt werden. b zwei Tage in 3proz. Essigsäure. c drei Stunden in 1proz. Chromsäure. d erst mit Jodkalium, dann mit 25proz. Salzsäure behandelt. e in Osmiumsäure. f in Phosphormolybdänsäure. — Weitere Beobachtungen über Fixierung bei A. MEYER (1896), WASIELEWSKI (1899), FAURE-FREMIET (1909—1910, S. 492, Protozoen). Literaturübersicht bei MOLL (1908). Fixierungsflüssigkeiten usw. angegeben in der Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, 1903, CHAMBERLAIN, The Methods of plant histology, 1903, LEE und MEYER, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 1910.

2. Färbung. Die intravitale Färbung hat keine größere Anwendung für das Studium des Cytoplasmas gefunden. Intravitale Färbung wurde zuerst von EHRLICH eingeführt¹⁾. Er erzielte mit Methylblau Färbung nervöser Strukturen. Auch die Pflanzenzellen nehmen, wie PFEFFER (1888) zeigte, Methylblau auf nebst einer ganzen Reihe anderer Farbstoffe. Die Farbstoffe werden im allgemeinen im Zellsaft gespeichert, ferner in den Gerbstoffvakuolen. Auch die im Protoplastkörper vorhandenen Strukturen und Einschlüsse werden in vielen Fällen gefärbt, doch nicht durch Methylblau. Dagegen scheint dem Hyaloplasma Farbspeicherungsvermögen abzugehen. Verschiedene Farbstoffe können hierbei verschiedene Strukturen oder Einschlüsse bevorzugen, und durch dieses spezifische Speicherungsvermögen, das jedoch nicht auf chemischer Bindung zu beruhen braucht²⁾, werden Studien über den Stoffumsatz, die Nahrungsaufnahme usw. erleichtert, wie viele zoologische Arbeiten auf diesem Gebiet zeigen³⁾. Auf botanischer Seite ist die Vitalfärbung eigentlich nur zum Studium von Permeabilitäterscheinungen in Gebrauch gekommen (vgl. unten Kap. VII). Man hat durch Vitalfärbung auch Aufschlüsse über die chemische Reaktion des Protoplasmas sowie über die Lokalisation von Oxydationsvorgängen zu gewinnen versucht. Doch bleibt bei solchen Angaben immer der Verdacht übrig, daß Schädigungen vorliegen. Im allgemeinen bleibt bei Vitalfärbung der Kern ungefärbt. Eine Färbung des Kernkörperchens wurde von RUNNSTRÖM (1913) mittels Neutralrot in den Seeigelleiern erzielt. Weitere Angaben über Kernfärbung bei A. MEYER (1920, S. 479). Allerdings bleibt ungewiss, ob völlig „gesunde“ Kerne Farbstoff speichern.

Die Sichtbarkeit der Farbaufnahme hängt — da man sehr verdünnte Lösungen verwenden muß — von Speicherung ab, die wie erwähnt teils chemischer, teils physikalischer (adsorptiver) Natur sein kann. Sehr wichtig ist die Permeabilität der Membrane, die Organe und

¹⁾ EHRLICH, 1886, Literatur in der Enzyklopädie der mikr. Technik, 1903, S. 359. Theoretisches bei HÖBER, 1914, S. 426 ff.; EVENS und SCHULEMANN, 1914; A. MEYER, 1920, S. 474 ff.

²⁾ Vgl. EVANS, 1915. EHRLICH verband die Tatsache der Vitalfärbung mit seiner Theorie der Seitenketten der hypothetischen Plasmamoleküle.

³⁾ Vgl. z. B. GOLDMANN, 1912; J. RUNNSTRÖM, 1914.

eventuell auch gewisse Strukturen umhüllen. Durch chemische Änderungen können auch Farbumschläge stattfinden. So bei Anwesenheit von H- oder OH-Ionen. Auch oxydative oder reduktive Prozesse können Umschläge, bezw. Entfärbung verursachen. So dürfte die Nichtfärbung des Protoplasmas in Methylenblau vielfach auf Reduktion des aufgenommenen Farbstoffs beruhen (vgl. MICHAELIS, 1902, S. 101, 104). Mit dem Tod hört die Reduktion auf und das Plasma wird gefärbt. Vitalfärbung kann deshalb unter Umständen als „Lebensreaktion“ benutzt werden¹⁾.

Bei der Vitalfärbung hat man immer die Möglichkeit einer Vergiftung mit in Kauf zu nehmen. Alle Farbstoffe sind mehr oder weniger giftig und müssen daher in sehr großer Verdünnung den Zellen dargeboten werden. Zu den am wenigsten giftigen gehört Neutralrot. Die abgestorbenen und namentlich die durch Fixierung getöteten Zellstrukturen haben ein völlig verschiedenes und in der Regel ein stark erhöhtes Farbspeichungsvermögen, was auf erleichterte Permeabilität, stärkere Adsorption, ausgebliebene Reduktion usw. beruhen kann. Für das Studium der feineren Struktur des Kerns und des Cytoplasmas eignet sich die Vitalfärbung wenig.

Färbung nach vorausgegangener Fixierung. Wie einfach das Färbungsproblem auf den ersten Blick aussehen mag, so stecken doch darin Schwierigkeiten ähnlicher Art wie betreffs der Fixierung. Dasselbe Präparat kann tatsächlich in verschiedener Färbung höchst verschieden aussehen, was darauf beruht, daß teils die verschiedenen Teile der zellularen Struktur auch im fixierten Zustand eine verschiedene Affinität zu den in Frage kommenden Farbstoffen verraten, teils bei Benutzung von Überfärbung und späterer Differenzierung durch sogen. Spiegelfärbung unrichtige Vorstellungen von den Dimensionen der Strukturen erweckt werden²⁾. Um eine objektive Vorstellung von der Menge, den Dimensionen und der Architektonik der im fixierten Präparat enthaltenen Zellstrukturen zu bekommen, ist es deshalb von Wichtigkeit, sowohl verschiedene Färbungsmittel wie verschiedene starke Färbung anzuwenden. Hierdurch entgeht man auch der Gefahr, daß mit Farbstoff gefüllte Hohlräume solide Körper vortäuschen usw. Das Phänomen der Spiegelfärbung³⁾ kann außer bei den Kernstrukturen (wo Chromomeren, Karyosomen usw. durch Zurückbleiben des Farbstoffs in den zentralen Partien von Chromosomenanschwellungen bezw. den Knotenpunkten des Karyotinnetzes vortäuscht werden können) namentlich bei der Ausdeutung der Cytoplasmastruktur Fehler veranlassen, da die winzig dünnen Fäden sehr schnell ihren Farbstoff wieder abgeben, während die dichteren Partien, Knotenpunkte, Körnchen usw., ihn noch festhalten. Viele cytomorphologische Streitfragen sind durch Färbungserscheinungen veranlaßt, so z. B. die Kontroverse über die Einheitlichkeit des Karyotins (für die GRÉGOIRE, VAN WISSELINGH, LUNDEGÅRDH u. a. eintreten) bezw. das Vorhandensein eines chemisch von ihm differenten „Linins“ oder

¹⁾ Vgl. hierzu auch die im Literaturverzeichnis zitierten Arbeiten von Löw und BOKORNY, ferner THUNBERG, 1910, 1913. Weiteres unten bei der Behandlung der Degenerationserscheinungen.

²⁾ Siehe u. a. FISCHER, 1899; LUNDEGÅRDH, 1912, S. 203 ff.

³⁾ Vgl. FISCHER a. a. O., 1899, S. 31.

„Achromatins“. Nun ist aber nicht bewiesen, daß die Färbung auf chemischer Bindung beruhe. Es ist vielmehr wahrscheinlicher, daß die meisten histologischen Färbungen auf Adsorption beruhen¹⁾ und daß Farbennüancen schon durch verschiedene Adsorptionsfähigkeit der Strukturen entstehen. Tatsächlich wird die Färbung sehr von der vorausgegangenen Fixierung beeinflusst. Auch wenn natürlich die Möglichkeit einer Färbung durch chemische (salzartige) Verbindung zwischen den Eiweißkörpern und zahlreichen Anilinfarben nicht prinzipiell zurückgewiesen werden kann, so ist doch zu bedenken, daß die ersteren Stoffe Ampholyte sind und deshalb sich mit sowohl sauren als basischen Farbstoffen verbinden. Nur die ausgesprochen sauren Proteine (wie Nucleinsäure und Nuclein) scheinen leichter mit Basen zu reagieren. Doch ist der Wert der sogen. Kern- oder Nucleinfarbstoffe als mikrochemischer Reagentien sehr zweifelhaft, seitdem FISCHER gezeigt hat, daß die Basophilie der reinen Nucleinsäure schon durch Imprägnierung mit Albumose aufgehoben wird. Auch ist bekannt, daß die sogen. „Chromidien“ häufig ganz anderer chemischer Natur als das Karyotin sind, obwohl sie sich ähnlich wie diese färben²⁾. Weiteres über die Brauchbarkeit der Farbstoffe als Reagentien bei MOLISCH (1913), A. MEYER (1920, S. 481 ff.). Wir dürfen also, kurz gesagt, die cytologischen Färbungen, auch die Doppelfärbungen, vorwiegend nur als Mittel, die fixierten Strukturen leichter sichtbar zu machen, nicht als zuverlässige mikrochemische Reagentien betrachten³⁾.

II. Die Form des Cytoplasmakörpers.

1. Die freie äußere Formbildung des Cytoplasmas läßt sich selbstverständlich nur an nackten Zellen beobachten. Solche kommen nur ausnahmsweise im Pflanzenreich vor unter den Protisten, den Myxomyceten, den Geschlechtszellen niederer Pflanzen.

Die Zellhaut, die die meisten pflanzlichen Protoplasten umgibt, setzt der freien Gestaltungsfähigkeit eine Grenze. Jedoch steht die wachsende Zellhaut in sehr nahem Kontakt mit dem Protoplasma und man darf annehmen, daß die Formbildung der Zelle auf spezifischer Lenkung der Membranbildungsvorgänge seitens des Plasmas beruht. Eine gewisse Eigentätigkeit der Zellhaut kann allerdings nicht a priori geleugnet werden, dies beweisen u. a. FITTINGS (1900) Beobachtungen an den Makrosporen von *Isoëtes*. Auch sonst könnte man an die Möglichkeit denken, daß die Cellulosemoleküle nach bestimmten Raumgesetzen rein physikalisch angeordnet werden (vgl. S. 108). Obwohl es sich nicht ohne besondere Versuche feststellen läßt, bis zu welchem Grade ein solches anisotropes Eigenwachstum der Zellhaut vorkommt, kann man also jedenfalls nicht die Formbildung behäuteter Zellen unter denselben Gesichtspunkt bringen wie die Formbildung nackter Protoplasten. Die äußere Form des Cytoplasmas einer behäuteten Zelle fällt in der Regel mit der Innenkontur der Zellhaut zusammen, da der Protoplast infolge des osmotischen Druckes der Haut eng anliegt. Auch die feinsten Poren-

¹⁾ Vgl. die Arbeiten von GIERKE, 1885; FISCHER, 1899; LUNDEGÅRDH, 1912. Mit Vorsicht benutzt sind allerdings Färbereaktionen manchmal von diagnostischem Wert.

²⁾ Siehe z. B. LUNDEGÅRDH, 1910, S. 329 ff.

³⁾ Vgl. auch E. ZACHARIAS, 1909.

kanäle werden vom Cytoplasma durchzogen (S. 125f.). Der Protoplast bekommt demgemäß in Zellen mit sekundären Wandverdickungen eine recht komplizierte Gestalt und die Plasmodesmen können gelegentlich mit Pseudopodien verglichen werden. Wie S. 133 erwähnt, handelt es sich bei diesen feinen Fortsätzen wahrscheinlich um aktive Vorsprünge der Plasmaoberfläche. Das Cytoplasma durchbohrt — wenigstens in gewissen Fällen — wahrscheinlich die Zellhaut. Auch die sekundären Wandverdickungen, die der Zellhaut ihre Innenkontur verleihen, entspringen häufig direkt der formativen Tätigkeit des Cytoplasmas, insofern die Wandskulptur durch bestimmte Anordnung der plasmatischen Struktur bzw. ergastischer Einschlüsse vorgezeichnet wird, ehe noch die Celluloseablagerung eingeleitet ist. Dies trifft

z. B. in Gefäßen zu (vgl. S. 14). Es handelt sich hier um Formbildung im Cytoplasma. Eine Ablösung des Cytoplasmas von der Zellhaut findet bei der Bildung der großen Schwärmsporen von *Vaucheria*, sowie bei der Kopulation von *Spirogyra* usw. statt. Der Bildung kleinerer Schwärmer, Gameten und Spermatozoiden geht zugleich eine Zerklüftung des Plasmaleibes nach PLATEAUS Gesetz voraus, worauf die Teile nach Ablösung voneinander eine selbstständige Form annehmen.

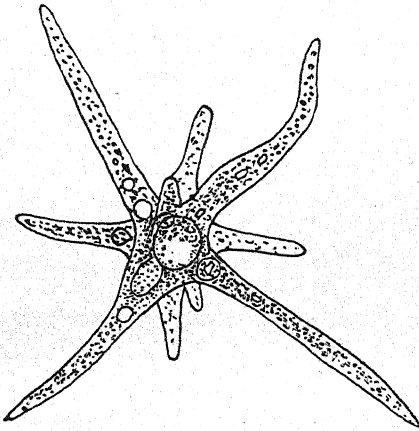


Fig. 99. *Amoeba proteus*, frei im Wasser schwebend. Nach LEIDY 1879.

Die natürliche Ruheform eines nackten Protoplastenklumpens ist die Kugel (siehe IV). Die amöboiden Formen entstehen, wenn ein Plasmaballen Protuberanzen aussendet (näheres s. Kap. X). Dauernd von

der Kugel abweichende Gestalten nehmen die meisten Flagellaten an (S. 106), ferner Gameten und Spermatozoiden. Wie sich diese Form erhält, ob durch eine starre Hautschicht oder Starrheit eines Ektoplasmas ist unzureichend bekannt. Bei Amöben und Schleimpilzen ist das Vorhandensein einer starrwerdenden oder weichen peripheren Schicht erwiesen, wodurch u. a. die Pseudopodien eine große Dauerhaftigkeit bekommen können. Auch unter den Flagellaten gibt es Beispiele einer dichteren Haut. Die meisten von diesen Einzelligen scheinen in einem fast muskular ausgestalteten Beutelchen zu stecken. Diese derbere Haut (Periplast) zeigt bei den Cryptomonaden und Euglenen bestimmte Streifensysteme, die möglicherweise kontraktile Strukturen anzeigen¹⁾; durch die Annahme solcher würden die Formveränderungen (die Metabolie) des Körpers begreiflicher. Ein deutlicher Periplast fehlt jedoch bei anderen Flagellaten. In den mit pulsierenden Vakuolen versehenen Zellen ist wenigstens das zentrale Plasma deutlich flüssig. Die Spermatozoiden scheinen durch und durch aus fester (gelartiger) Substanz zu bestehen. Übrigens würde eine Wabenstruktur des flüssigen Protoplasmas

¹⁾ Vgl. G. KLEBS, 1886; KLARA HAMBURGER, 1911; A. PASCHER, 1917.

die Annahme dauernd nichtkugeliger Gestalten gestatten (vgl. unten), allerdings nur, wenn innere Verschiebungen und Strömungen vermieden werden. Eine gewisse Gestaltungsfähigkeit kommt auch in dem Cytoplasma der Gewebszellen vor. Isolierte Ballen können amöboide Bewegung zeigen oder nehmen bisweilen (wie KLEBS, 1886, bei *Zygnema* beobachtete, S. 111) besondere Dauerformen an. Zumeist bildet jedoch das isolierte Plasma der Dermatoplasten Kugelballen.

Beziehungen zwischen Form und Funktion. Die Form des normal nackten Plasmaleibes von Flagellaten, Spermatozoiden usw. ist immer deutlich auf einen bestimmten Zweck angelegt. So erleichtern die langen, strahlenähnlichen Pseudopodien der Rhizopoden und gewisser

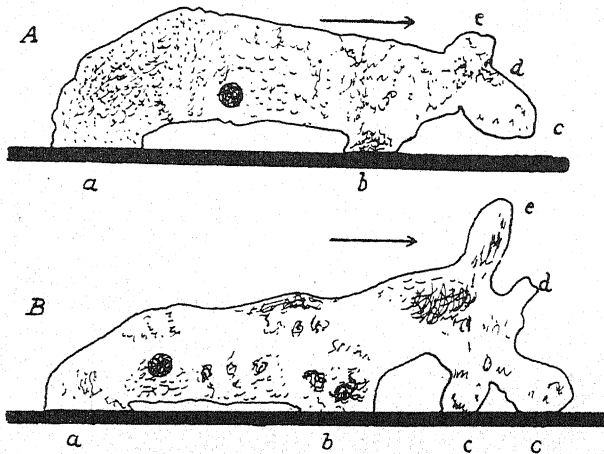


Fig. 100. *Amoeba proteus*, auf dem Substrat gehend, von der Seite gesehen. Zwei aufeinanderfolgende Stadien der Fortbewegung. B zeigt die Amöbe einige Sekunden später als A. Nach Photographien von DELLINGER 1906. Aus JENNINGS 1910.

Amöben das freie Schweben der Zelle im Wasser und Pseudopodien dienen ja auch als Fangorgane und Bewegungsorgane. Sehr deutlich ist der Zusammenhang zwischen Gestalt und Funktion bei denjenigen Amöben und Flagellaten, die Änderungen ihrer Lebensweise fähig sind. *Amoeba proteus* hat, wenn sie frei im Wasser schwebt, lange, dünne nach allen Richtungen ausstrahlende Pseudopodien (Fig. 99), die teils, wegen der hierdurch erreichten großen Flächenausdehnung, das freie Schweben ermöglichen, teils auch das Aufsuchen von festen Körpern, die als Nahrung oder Stützen dienen könnten, erleichtern (vgl. JENNINGS 1910, S. 11). Wenn ein Pseudopodium mit einer festen Unterlage in Berührung gerät, so geht auch die Amöbe durch Einziehung der langen, strahlenähnlichen Arme in die gewöhnliche kriechende oder richtiger gehende (DELLINGER 1906, S. 337) Lebensweise über, die durch dicke und kurze Pseudopodien charakterisiert wird (Fig. 100). Andere Amöben fließen sozusagen über die Unterlage weg, wie *Amoeba limax* (Fig. 101), wieder andere haben eine rollende Bewegung, wie *Amoeba verrucosa* (Fig. 102) und ihre Form steht mit der verschiedenen Art des Fortkommens in deutlicher Beziehung. Über die Pseudopodienbildung bei Myxomycetenplasmodien wird unten (Kap. X) gesprochen.

Die häufig sehr langen und dünnen Pseudopodien festsitzender, Rhizopoden ähnlichen Flagellaten, wie z. B. bei *Rhizaster* (PASCHER 1917 b) u. a. wirken als Fangorgane. Mit der Dünnheit wird offenbar der Reibungswiderstand gegen das Wasser vermindert und die Beweglichkeit der auch kontraktilen Plasmafäden erleichtert. Als sehr raffinierte Fangapparate sind die sogen. Filarplasmodien eingerichtet. Die Einzelamöben sind hier vermittels der Pseudopodien zu einem Netz zusammengetreten (Beispiel unter den Flagellaten: *Chrysarachnion*, PASCHER [1917 b, S. 55]). Vgl. Fig. 81.

Die Amöbengestalt ist insofern primitiv als die Pseudopodien zugleich als Organe der Bewegung und der Nahrungsaufnahme dienen. Andererseits bietet eben die Wandelbarkeit der Körperform auch Vorteile,

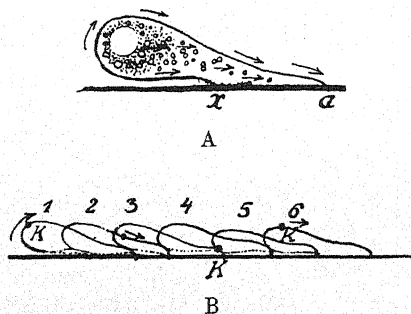


Fig. 101. *Amoeba limax*. Von der Seite gesehen. A Art des Ansitzens am Substrat. B Schema der Fortbewegung.

Nach JENNINGS aus JOST 1913.

nämlich Anpassungsfähigkeit an verschiedene Lebensweisen (freischwebend, gehend, kriechend). Mit einer konstanten Eigenform des nackten Protoplasten treten besondere Organe der Bewegung auf (Geißeln). Viele Flagellaten und sogar gewisse Grünalgen (KLEBS 1886, 1892, PASCHER 1915, 1917 b) besitzen aber noch die Fähigkeit, zur Amöbenform zurückkehren zu können, wobei die Geißeln eventuell eingezogen oder abgeworfen werden und Pseudopodien Platz machen. Oder sie runden sich bei Encystierung oder Festsetzung an ein Substrat ab (letzteres geschieht z. B. bei *Euglena* u. a. bei gewisser Beleuchtungsintensität [OLTMANN 1917]).

Die Form geißeltragender Flagellaten steht mit der Art des Fortbewegens in engstem Zusammenhang. Die frei schwimmenden Arten haben fischähnliche Gestalt (wie *Euglena*) oder gleichen Birnen mit der Spitze nach vorn oder haben Eiform, selten sind sie vollkommen rund; offenbar erleichtert die langgestreckte, vorn zugespitzte Form das Schwimmen, weil der Reibungswiderstand verkleinert ist. Durch eine zumeist asymmetrische Gestalt scheint auch die für die richtige „Navigation“ so wichtige Spiralbahn bedingt zu sein (vgl. JENNINGS 1910, S. 64 ff., 170). Bei vielen Spermatozoiden wird das gleiche durch korkzieherartige Gestalt des Körpers erzielt (näheres hierüber in Kap. 7).

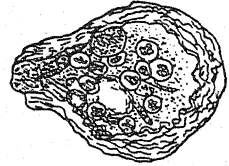
Mit einer eigenartigen Bewegungsweise hängt die ebenso eigenartige Gestalt von zwei von PASCHER (1917 a) beschriebenen Flagellaten *Medusochloris* und *Clupeodinium* zusammen. Erstere hat die Form einer schalenförmigen, ziemlich stark gebogenen Platte mit viereckigem Rand. An den Ecken hängen lange, schlaffe Geißeln. Diese grüne Monade bewegte sich durch rhythmische Kontraktion des Protoplastenschirmes. Ähnlich verhält sich der farblose Dinoflagellat *Clupeodinium*, dessen Protoplast ein hohlkegelförmiges Aussehen hat.

Zusammenfassend bemerken wir, daß dem Cytoplasma ein gewisses äußeres Formbildungsvermögen zukommt, das aber — was pflanzliche

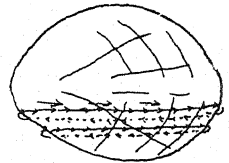
Zellen angeht — der Formenmannigfaltigkeit behäuteter Protoplasten bedeutend nachsteht (vgl. S. 106f.). Ferner finden wir, daß die Form vielfach von einer besonderen peripheren Schicht (Ektoplasma, Periplast) getragen wird und es gibt überhaupt keine Belege dafür, daß die Grundmasse des Cytoplasmas einer bemerkenswerteren Formbildung fähig wäre. Endlich findet man hier fast noch mehr als betreffs der behäuteten Zellen, daß die äußere Form des Cytoplasmas in engster Beziehung zu der jeweiligen Funktion oder Lebensweise steht.

2. In den mit Saft Raum begabten Zellen sind auch Bedingungen einer freieren Gestaltung der Plasmaoberfläche gegeben, die wohl mit der äußeren Formbildung nackter Zellen verglichen werden kann und deshalb hier kurz erwähnt werden soll. Die natürliche Form des Zellsaft Raumes ist die Kugel. Um so größer der Saft Raum wird, um so seltener wird diese Grenzform — die bei kleineren isolierten Vakuolen Regel ist — eingehalten. Ohne auf die Bedingungen der Vakuolengestalt hier näher einzugehen (vgl. hierüber Kap. VIII), sei auf die Häufigkeit von Strängen, Balken, Ballen usw., die von dem wandständigen Protoplasma aus den Saft Raum häufig durchziehen und die in den Pseudopodien nackter Zellen ihr Analogon findet, hingewiesen. Embryonale, teilungsfähige Zellen des Urmeristems entbehren eines zusammenhängenden Saft Raumes. Dieser pflegt erst mit dem Streckungswachstum ausgebildet zu werden. Es gibt alle Übergänge zwischen den Zellen mit nur einem wandständigen Cytoplasmanschlauch und solchen, bei denen der Saft Raum von mehr oder weniger zahlreichen Strängen durchzogen wird. Im letzten Falle befindet sich nicht selten der Kern irgendwo in der Zellmitte in einem durch Fäden mit dem Wandplasma aufgehängten Cytoplasmaklumpen, der sogen. Kerntasche (HANSTEIN). Der durch Plasmafäden durchzogene Saft Raum kommt seltener bei ausgewachsenen Gewebszellen vor, sondern ist mehr bekannt in Haarzellen, Algen (*Spirogyra*) u. a. Die Gewebszellen pflegen mit einem dünnen, glatten Plasmaschlauch mit seitlich angelagertem Kern ausgerüstet zu sein. In alten Zellen kann der Plasmaschlauch bis zur Unsichtbarkeit verdünnt werden, so daß er sich nur durch Plasmolyse nachweisen läßt (vgl. z. B. SCHORLER, 1883, S. 8).

Das Zellinnere kann auch von mehreren größeren oder kleineren Vakuolen besetzt sein. Im Fall daß die Vakuolen sehr dicht aneinander grenzen, gewinnen die cytoplasmatischen Scheidewände das Aussehen dünner Platten. Durch zahlreiche solche Plasmaplatten wird die *Cladophora*-Zelle, ferner viele Pilzhypen und Phaeophyceenzellen, gekammert. Ähnliches wird bei *Sphaeroplea annulina* vor der Bildung



a



b

Fig. 102. a *Amoeba verrucosa* nach LEIDY 1879. b Der Weg zweier an der Oberfläche einer Amöbe festklebenden Partikelchen. Der Teil des Weges, der an der unteren Fläche entlang führt, ist mit punktierten Linien bezeichnet. Man konnte sehen, wie die beiden Teilchen fünf- oder sechsmal den Umfang der Amöbe auf den skizzierten Wegen abließen.

Nach JENNINGS 1910.

der Oogonien beobachtet¹⁾, ferner im Innern der *Vaucheria*-Schwärmosporen, sowie im Endosperm vieler Pflanzen²⁾. Nach ZIMMERMANN sind die Vakuolen im *Sphaeroplea*-Oogonium Vorstadien der Eizellbildung. Ein Beispiel einer sehr komplizierten formativen Tätigkeit im Plasma stellen die Massulae von *Azolla* dar (HANNIG 1911). Im Mikrosporangium bilden sich in dem durch Auflösung der Tapete entstandenen Periplasmodium eine bestimmte Anzahl Vakuolen in regelmäßiger Anordnung an der Peripherie, und in denselben geht die Ausbildung der Sporen sowie die Bildung der Massulae aus einem feinen Plasmnetzwerk vonstatten. Weitere Beispiele für Zerteilung des Plasmas durch Vakuolen werden im folgenden Kap. geliefert.

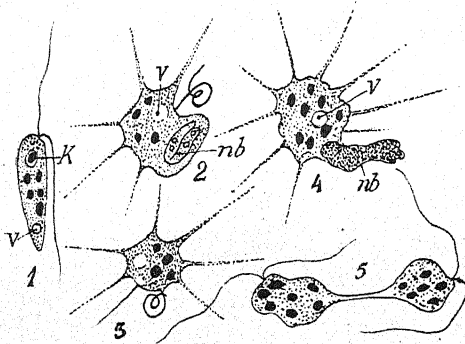


Fig. 103. *Dimorpha radians*. 1 frei schwimmend. 2 auf dem Substrat kriechend. 4 Aufnahme fester Nahrung. 5 Teilung. Nach KLEBS aus OLTSMANN'S 1904.

Die letzteren Beispiele lehren, daß auch die Form der inneren Grenzfläche des Cytoplasmas (also gegen den Saft-raum bzw. die Vakuolen) auf bestimmte morphologische Zwecke hinzielen kann. Betreffs der meisten Zellen gibt es solche Beziehungen nicht, und man weiß auch nicht, wodurch z. B. die Plasmastränge in den Haarzellen von *Cucurbita*, *Ecballium*, *Tradescantia* u. a. kausal bedingt werden. Mit der Zerteilung des Cytoplasmas in Stränge wird natürlich eine Vergrößerung der Grenzfläche erzielt, und es ist möglich, daß in den

zitierten Fällen ein regerer Stoffaustausch mit dem Saft-raum angestrebt wird³⁾. Deutlicher tritt der Vorteil z. B. bei *Spirogyra* zutage, wo die Plasmafäden bei der Zellteilung den Stofftransport vermitteln (siehe unten Kap. V). Durch die Aufhängung in Plasmafäden und Kerntasche wird es auch möglich, in zellsaftreichen Zellen dem Kern eine zentrale Lage zu verleihen, was für den allseitigen Stoffaustausch zwischen Kern und Cytoplasma von Belang sein könnte (vgl. S. 82f.). In plasma-reicheren Zellen, wie z. B. den Bacillariaceen (ferner bei *Noctiluca*, *Penicillium* u. a.) wird derselbe Zweck durch eine mediane Plasma-brücke erzielt. Eine Plasmabrücke kann auch z. B. in sich teilenden etwas gestreckten Meristemzellen eine zentrale Lage der Kernteilungs-figur vermitteln.

In gewissen Fällen kommt auch den strömenden Plasmasträngen eine formative Bedeutung zu. So bei *Caulerpa*, wo in denselben die mechanischen Cellulosebalken ausgeschieden werden (JANSE 1889). Auch im Embryosack von *Pedicularis* und anderer Pflanzen wird Cellulose aus Plasmasträngen gebildet (TISCHLER 1899). Eine ähnliche „Umwandlung“ von Plasmasträngen in Cellulosebalken beobachtete

¹⁾ ZIMMERMANN, 1887, S. 9. ²⁾ STRASBURGER, 1876.

³⁾ Dies behauptet auch ÅKERMAN (1915). Hohe Temperatur begünstigt durchgehend die Strangbildung. Vgl. Kap. IV.

NOLL (1887) in krankhaften *Derbesia*-Individuen (vgl. hierzu JANSE 1889, S. 253).

Eine analoge Entstehung scheinen die inneren Wandskulpturen zu haben; nach CRÜGER (1855) und DIPPEL (1864) treten in den jungen Velamenzellen der Orchideenwurzeln, der jungen Gefäßzellen, der Schleuderzellen der Lebermoose usw. stets Protoplasmaströme an den Stellen des Wandbelegs auf, wo später die Verdickungsleisten stehen. Ob das Strömen des Hautplasmas an diesen Stellen nur eine abweichende Konsistenz anzeigt oder ob hierdurch der Stofftransport erleichtert wird (winzige Mikrosomen bewegen sich in den Strömchen), bleibt zu untersuchen. Irgendwelche nähere Kausalbeziehung zwischen Strömung und Celluloseabscheidung kann man wohl kaum behaupten. Die von BERTHOLD (1886) und JANSE (1889) ausgesprochene Vermutung, daß Celluloseabscheidung immer an die Hautschicht gebunden sei, bedarf sehr des Beweises. Diese Forscher müssen betreffs der *Caulerpa*-balken und der simultan entstehenden Teilungswände ein noch nicht beobachtetes Hineinwandern der Hautschicht annehmen. Im Embryosack von *Pedicularis* ist das Plasma der Stränge sehr körnig. Im Innern eines jeden Stranges werden einige der Körner stärker lichtbrechend und verschmelzen zu der ersten Anlage eines Balken (TISCHLER 1899, S. 5).

In den von DIPPEL untersuchten Fällen sind die Plasmaströmchen von Vakuolenreihen begrenzt. Hier liegt also eine ähnliche Formbildung wie bei der Bildung der *Azolla*-Massulae oder des *Myxomycetencappilitiums* vor (siehe unter Kap. 6, 7).

Sehen wir von den Hypothesen über die Bedeutung der Hautschicht für die Cellulosebildung und über eine direkte „Umwandlung“ von Cytoplasma in Hautschicht ab, so lehren die erwähnten Beispiele, daß das Cytoplasma vielfach direkt formgebend wirkt, indem es durch bestimmte Anordnung (in Lamellen, Falten, Balken) oder vielleicht nur durch lokale Veränderungen die Orte der Celluloseablagerung bestimmt. Inwieweit die von dem mehr oder weniger flüssigen Plasma ausgehende Formbildung physikalischen Gesetzen untergeordnet ist, bleibt in den Kap. 3—4 zu untersuchen.

Mit lokalisiertem Wachstum in Wurzelhaaren, Rizoiden, Siphoneensprossen usw.

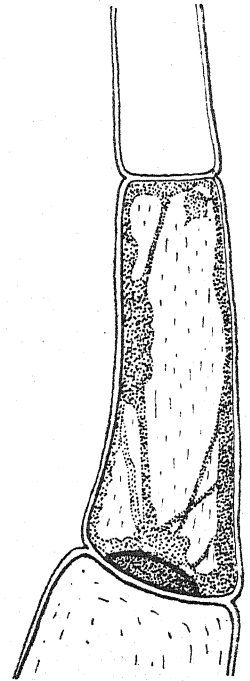


Fig. 104. Zelle eines Blattstielhaares von *Cucurbita*, nach dem Leben gezeichnet. Original.

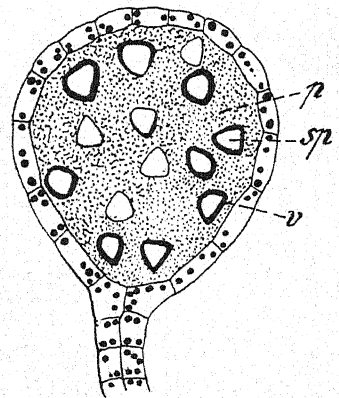


Fig. 105. Mikrosporangium von *Azolla*. p Periplasmodium, v Vakuolenhaut, sp Sporen. Nach HANNIG 1911.

ist zumeist auch eine einseitige Verteilung des Cytoplasmas verbunden. Die wachsende Spitzenkuppel pflegt vom Cytoplasma mehr oder weniger erfüllt zu sein. Auch mit der Cytokinese sind in vakuolenreichen Zellen gewisse Umordnungen des Cytoplasmas verbunden. Vgl. Fig. 15, S. 67.

Die „innere“ Form des Cytoplasmas wird nicht nur durch die Vakuolen, sondern durch jeden andern ergastischen Körper bedingt. So bleibt in den mit Reservestoffen (Stärke, Öl, Eiweiß) beladenen Zellen der Samen usw. nur ein sehr kleiner Raum übrig für den Protoplasten. Nach Auslösung der ergastischen Körner oder Tropfen bleibt ein Schaumwerk von Cytoplasma zurück. Auch der Kern wird durch die dichtliegenden Stärkemassen verunstaltet.

Eine ähnliche dem Cytoplasma passiv aufgedrückte „Form“ oder Verteilung beobachtet man in Zellen, die Oxalatdrüsen usw. ausbilden. Die wachsenden Oxalatkristalle werden, sofern sie nicht im Cytoplasma ganz eingeschlossen sind, sondern in dem Zellsaft liegen, von einer dünnen Cytoplasmahülle umgeben (A. MEYER 1920, S. 365 ff.) Diese dünnen Plasmahüllen dürften das Wachsen der Kristalle regulieren.

Überhaupt kann man sagen, daß die Anordnung und Verteilung des Cytoplasmas in den Zellen bedingt wird 1. passiv durch die physikalischen Verhältnisse (Oberflächenspannung, osmotischer Druck, Adhäsion, passive Einschlüsse usw.) und 2. aktiv durch seine Tätigkeit im Zelleben.

Dank des osmotischen Druckes wird das Cytoplasma gegen die Wandung gedrückt. Jedoch besitzt es auch reichlich Mittel, um gegen diesen Druck zu arbeiten. Die Plasmafäden werden anscheinend ungehindert in die Vakuole entsendet, gegen den Druck von mehreren Atmosphären. In Zellen mit großer Vakuole und wandständigem Kern wird dieser durch den Druck nicht ganz flach gedrückt, sondern pflegt eine linsenförmige Erhebung in den Saftraum hinein zu bilden. Die abgeflachte Gestalt der wandständigen Chromatophoren beruht wohl auf Adhäsion an die Hautschicht.

Auch wenn wir noch nicht imstande sind, den Anteil rein physikalischer Verhältnisse an der Form und Verteilung des Cytoplasmas zu durchschauen, so bleibt doch sicher, daß aktive Bewegung und Formbildung fast immer mitspielt. So z. B., wenn der durch Zentrifugieren in eine Ecke geschleuderte Zellinhalt allmählich seine harmonische Lagerung zurücknimmt, wenn bei Beginn der Kernteilung Cytoplasma an den Kern gezogen wird, wenn es sich an Orten starken Wachstums ansammelt oder Balken und Stränge gegen verschiedene Punkte richtet (z. B. an die Stellen der *Spirogyra*-Chromatophoren, wo die Pyrenoide ihren Platz haben). Hier bleibt nur an Chemotaxis verschiedener Art, an Selbstdifferenzierung usw. zu denken. Die Bewegung und Formbildung des behäuteten Protoplasten ist ein noch kaum in Angriff genommenes Kapitel der Zellphysiologie.

III. Die feinere Struktur des Cytoplasmas¹⁾.

Wenn wir die Struktur der Grundmasse des Cytoplasmas betrachten wollen, so sei hier von der durch eingelagerte Vakuolen entstandenen

¹⁾ Vgl. BIEDERMANN, *Ergebn. d. Physiologie*, 8, 1909, S. 26 ff. Hier ausführliche Schilderung der verschiedenen Theorien.

Konfiguration abgesehen, von der schon oben die Rede war und worüber in Kap. 8 näher gesprochen wird. Auch müssen wir die Behandlung größerer Strukturen, wie sie die alloplasmatischen und gewisse pseudorgastischen Bildungen vorstellen auf spätere Kapitel aufsparen.

1. Ältere Beobachtungen. Betreffs der Struktur der zurückbleibenden Grundmasse des Cytoplasmas sind sehr verschiedene Ansichten im Laufe der Zeit geäußert worden und noch heute gehen die Meinungen auseinander. Die ersten Angaben über eine Struktur des Protoplasmas gehen wohl auf die Beobachtungen von CORTI und TREVRANUS (s. S. 49) über Strömung zurück, denn um eine Strömung zu sehen, ist es ja erforderlich, daß diskrete Körper mit fortgeführt werden. VON MOHL (1851, S. 200) beschreibt das Protoplasma als eine trübe, zähe, mit Körnchen gemengte Flüssigkeit, auch SCHACHT (1852, S. 27) spricht von körnig-schleimiger Beschaffenheit und ähnlich lauten die Angaben von N. PRINGSHEIM (1854), BRÜCKE (1861), M. SCHULZE (1863), KÜHNE (1864) u. a., die sich mit mikroskopischen Untersuchungen über das lebende Protoplasma beschäftigten.

Hierbei schien man im allgemeinen mit den „Körnchen“ keine besonderen Vorstellungen über Aggregatzustand usw. zu verbinden und die Körnchen könnten nach der Ansicht der erwähnten Forscher wohl auch Kriställchen, Tröpfchen oder kleine Vakuolen sein. So hießen die Chromatophoren lange Zeit und heißen wohl noch in gewissen Lehrbüchern Chlorophyllkörner, obwohl sie flüssig sind. Die später von BERTHOLD (1886) entwickelte Auffassung vom Cytoplasma als eine feine Emulsion ist daher die natürliche Konsequenz der früheren Vorstellungen. Auch scheint man keine scharfe Sonderung zwischen dem sehr fein gekörneltten Protoplasma und solchem, wo nur einzelne Körnchen bei der Strömung mitgeschleppt werden, vorgenommen zu haben.

2. Sonderung in Hautschicht und Körnerschicht. Das Cytoplasma eine Emulsion. Nun, zeigte PRINGSHEIM (1854, S. 8), daß das Protoplasma nicht durch und durch die gleiche Struktur hat. Er unterscheidet von der inneren Körnerschicht eine körnchenfreie (hyaline) Hautschicht. Spätere Forscher, wie HOFMEISTER (1867, S. 3) betonten hierbei die Tatsache, daß die peripherische hautähnliche Schicht nach innen keine scharfe Begrenzung aufweist, sondern allmählich in die körnige Masse übergeht. Im allgemeinen faßte man um 1870 die Hautschicht als die körnchenfreie Grundmasse des Cytoplasmas auf. So sagt SACHS in der ersten Auflage seines Lehrbuches (1868, S. 39): Das lebhaft vegetierende Protoplasma ist aufzufassen als an und für sich farblos und hyalin, aber durch zahlreiche kleine Körnchen, wahrscheinlich fettähnlicher Natur, getrübt. Diese Auffassung wurde auch fernerhin von verschiedenen Forschern, unter denen namentlich PFEFFER (1890, S. 189 ff.), DE BARY (1864, S. 41) zu nennen ist, weiter ausgebaut, während andere, wie STRASBURGER (1875, S. 286, 1876), sich mehr der Annahme zuneigten, das Hautplasma und das Körnerplasma seien verschiedenwertige Differenzierungsprodukte. PFEFFER (1890, S. 191) wies auf die wechselnde Dicke der Hyaloplasmamasse der Plasmodien von Myxomyceten hin. Tatsächlich sind die Myxamöben zuweilen völlig hyalin, auch die Pseudopodien vieler Amöben zeigen keine Struktur (LEIDY 1879, BÜTSCHLI 1892, S. 169, A. FISCHER 1901). BERTHOLD

(1886, S. 61) fand im Plasma der Drüsenzellen von *Pelargonium zonale*, *Salvia argentea* und *Lychnis dioica* keine „Körnchen“ oder sonstige Strukturen.

Fassen wir also die bisher erwähnten Angaben zusammen, so gehen sie dahin, daß das Cytoplasma — abgesehen von der Hautschicht, die später besprochen wird — lebend unter dem Mikroskop beobachtet, entweder strukturlos (hyalin) ist oder für gewöhnlich ein durch Einlagerung sehr kleiner Körner, Tröpfchen u. dgl. Körper von wahrscheinlich höchst wechselnder chemischer Natur, entstandenes körnig-emulsionsartiges Aussehen aufweist. Die angenommene glashelle und farblose Grundsubstanz des Cytoplasmas wurde Hyaloplasma (PFEFFER) oder Enchylema (HANSTEIN) genannt. Die aufgeschwämmten Körper nannte HANSTEIN Mikrosomen¹⁾.

3. Fädige Differenzierungen. Gerüsttheorien. Ausgedehntere mikroskopische Beobachtungen lehrten nun bald, daß unter den aufgeschwämmten Körpern nicht nur Körnchen und Tröpfchen, sondern auch langgestreckte, sogar fädchenartige Bildungen vorkommen. Betreffs der tierischen Zelle hatte FLEMMING gefunden, daß der Zellkörper vielfach aus Fäden und einer blassen Zwischensubstanz bestand²⁾. Auf botanischer Seite schilderte BERTHOLD (1882, S. 702, 1886, S. 60 ff.) fädige Differenzierungen in der farblosen Grundmasse des Protoplasmas von *Bryopsis*, *Saprolegnia*, *Vaucheria*, *Callithamnion* und *Ceramium*-Arten. LAUTERBORN (1893) schreibt, daß das Plasma bei *Pinnularia*, *Surirella* und anderen Bacillarien in ein unregelmäßiges Geflecht feiner Fäden differenziert ist. Später spricht er von fibrillär-wabigem Bau (LAUTERBORN 1896, S. 21). SCHWARZ (1887) fand zahlreiche feine Fäden im *Spirogyra*-Cytoplasma und in den Zellen von *Mnium undulatum*. Das Gemeinsame dieser fädigen Differenzierungen ist ihre Beweglichkeit, von der weiter unten die Rede sein wird.

Nun lassen sich wohl diese Fadenstrukturen nicht gut unter den HANSTEINschen Mikrosomenbegriff bringen. Denn hierher gehörten eigentlich nur kleine Körnchen, etwa solche die bei jeder Plasmabewegung mitgeschleppt werden. LAUTERBORN beschreibt solche Körnchen in „wimmelter Bewegung“ namentlich an der Oberfläche des Cytoplasmas und unterscheidet sie entschieden von den Fäden. Bis auf weiteres empfiehlt es sich, die größeren Strukturen bzw. Einschlüsse als „Cytosomen“ von den winzigen „Mikrosomen“ zu unterscheiden. Stofflich sind sie natürlich sehr verschiedenartig. Der einzig zur Zeit mögliche Einteilungsgrund ist der nach ihrem morphologisch-physiologischen Verhalten (Beweglichkeit, Empfindlichkeit gegen Eingriffe) und hierbei scheinen die größeren Strukturen den feineren gegenüber eine natürliche Gruppe zu bilden, indem die ersteren beweglicher und empfindlicher als die letzteren zu sein scheinen. Doch ist das vorliegende Tatsachenmaterial zu spärlich, um ein abschließendes Urteil hierüber zu gestatten. Jedenfalls muß betont werden, daß morphologisch wie physiologisch keine scharfe Grenze zwischen den beiden Gruppen existiert. Schon NÄGELI,

¹⁾ HANSTEIN, 1880, S. 4. Neuerdings schlägt R. CHAMBERS, 1917, vor, die größeren Einschlüsse, wie Chondriosomen usw. mit dem Namen „Makrosomen“ zu belegen. Über die sogen. „Physoden“ CRATOS, 1893, siehe unten.

²⁾ FLEMMING, 1882, S. 17. Auch SCHLEICHER, 1879.

FLEMMING, SCHLEICHER u. a. geben an, daß die Tröpfchen oder Körnchen die Neigung besitzen, sich in Ketten anzuordnen und die gleiche Eigentümlichkeit zeigen ja in ausgeprägtem Grad die „Mitochondrien“.

4. Das Hyaloplasma. Was nun die hyaline Grundmasse des Cytoplasmas anbetrifft, so wäre es natürlich verfehlt, ihr eine Struktur abzusprechen, bloß weil im Mikroskop nichts von einer solchen beobachtet wird. Das Hyaloplasma hat jedenfalls eine kolloidale Struktur (vgl. S. 185). GAIDUKOV fand in dem anscheinend homogenen Plasma, wie auch in der Hautschicht, bei Dunkelfeldbeleuchtung zahlreiche kleine bewegliche Partikel, die wohl teils den in kolloidalen Lösungen unter denselben Verhältnissen gesehenen Mikronen entsprechen, teils möglicherweise vitale Strukturbildungen vorstellen¹⁾. Die „Protoplasma-Ultramikronen“, wie sie GAIDUKOV nennt, sollen in der Hautschicht ein Netzwerk bilden, allerdings gestattet das Ultramikroskop keine sicheren Rückschlüsse auf Struktur, weil nicht die Struktur selbst nur das von ihr ausgehende Diffraktionslicht wahrgenommen wird. Immerhin nimmt man für Gele (die Hautschicht dürfte fast gelartig sein) häufig Netzstruktur an (vgl. S. 188). Im Binnenplasma sollen dagegen nach GAIDUKOV die Mikronen frei und sehr beweglich sein.

GAIDUKOVs Angaben sind von späteren Forschern angezweifelt worden. Nach BOTAZZI (1911, S. 154) soll er nicht Hyaloplasma sondern feines Körnerplasma vor sich gehabt haben. Auch A. MEYER (1911, 1920, S. 419) bestreitet die Richtigkeit der Angaben. Er fand in den Bakterienzellen, Diatomeenzellen, *Tradescantia*- und *Cucurbita*-Haaren eine homogene, im Ultramikroskop optisch leere oder schwach leuchtende Grundmasse mit eingestreuten „Mikrosomen“, die bei den Bakterien aus Fetttropfen, Volutinkörnern und Vakuolen, bei *Tradescantia* aus Fetttropfen und „Allinante“ (= eiweißhaltige Cytosomen) bestehen. Gegen das Vorhandensein einer Ultrastruktur des Hyaloplasmas spricht seine optische Leerheit nicht, denn die „Mikronen“ könnten ein Lichtbrechungsvermögen besitzen, das von dem des Wassers wenig verschieden wäre (A. MEYER 1920, S. 418).

A. MEYER will das Hyaloplasma mit dem „eigentlichen Cytoplasma“ identifizieren und hält alle Mikrosomata für ergastische Bildungen. Er scheint mir hier zu weit zu gehen. Erstens sind die Mikrosomata viel zu wenig chemisch bekannt, als daß man sie alle für ergastisch halten könnte. Zweitens schließt ja die Tatsache, daß das Cytoplasma in ganz homogener Form auftreten kann, nicht die Möglichkeit aus, daß es nach Entmischung und dgl. als „Körnerplasma“ aufträte. Höchstwahrscheinlich kann das Cytoplasma seine kolloidale und mikroskopische Struktur regulativ innerhalb weiter Grenzen verändern. Das Ultramikroskop ist übrigens kein ganz zuverlässiges Mittel, um Strukturfragen nachzugehen (vgl. oben).

5. Theoretische Vorstellungen. Fixierungsbilder. Für den weiteren Ausbau der Lehre von der Cytoplasmastruktur haben teils theoretische Vorstellungen, teils die Entwicklung der Fixierungstechnik einen weitgehenden und meistens verhängnisvollen Einfluß gehabt. Schon BRÜCKE (1861, S. 402) sagte: „Wir werden mit Notwendigkeit dazu geführt, im Zellinhalte einen im Verhältnis komplizierten Bau zu erkennen, wenn

¹⁾ GAIDUKOV, 1906, 1910. Vgl. MOTT, 1912.

wir die Lebenserscheinungen berücksichtigen, welche wir an demselben wahrnehmen.“

Dieser an sich richtige Gedankengang wurde nun aber von den Cytomorphologen aufgenommen und einseitig aufgefaßt, so daß man diese komplizierte Struktur gern als eine mikroskopische erwartete¹⁾. Ihre höchste Entfaltung hat diese apriorische Denkweise in der Theorie ALTMANNs erreicht. Neben dieser Theorie, die eine theoretisch geforderte Elementarstruktur direkt mit gewissen Strukturbildern an fixierten Objekten identifiziert, gibt es, wie schon vorher (S. 220) geschildert, eine andere auf den Gedankengang BRÜCKES zurückgehende Richtung, die zwar eine Elementarstruktur annimmt, aber darauf verzichtet, derselben mikroskopisch nachzuforschen oder sie in das ultra-mikroskopische verlegt (HEIDENHAINs Metastruktur, auch WILSON u. a. Forscher; vgl. unten).

ALTMANNs Granulalehre nimmt im Anschluß an ältere Ansichten an, daß die Zelle eine Kolonie von „Elementarkörnchen“ darstelle. Da dieser Forscher ausschließlich durch eine gewisse Fixierung (Fuchsin-Pikrinsäure-Methode) und an „geeigneten Objekten“ seine Granula zu sehen bekam und die Untersuchung lebender Zellen geradezu verachtete²⁾, so verurteilten seine Ansichten sich selbst. Sie sind auch so häufig kritisiert worden, daß nicht viel mehr hinzuzufügen bleibt (s. z. B. A. FISCHER 1899, S. 227, auch S. 220 ff. dieses Buches). Daß die Granulattheorie in der Botanik sich keiner Anerkennung erfreuen konnte, hängt sicher mit der Tatsache zusammen, daß in Pflanzenzellen Strukturen von der Art der Chondriosomen relativ weniger auffallend sind und jedenfalls spärlicher vorkommen als in tierischen Zellen. ALTMANNs Granula dürften nämlich größtenteils solchen durch Fixierung zerstörten größeren Zellstrukturen entstammen, wenn sie nicht direkt mit ergastischen Tröpfcheneinschlüssen identifiziert werden können.

Tierische Zellen verleiten, wegen ihres großen Reichtums an Strukturen allerlei Art, viel mehr zu Strukturspekulationen als die relativ einfach gebauten pflanzlichen Protoplasten. Es kann deshalb nicht überraschen, daß M. HEIDENHAIN 1907 in seinem Buch „Plasma und Zelle“ eine bis in Detail gehende Strukturtheorie der lebenden Substanz entwickelt, die eben die Konsequenzen der oben erwähnten morphologischen Betrachtungsweise zieht. Er nimmt lebendige Struktureinheiten an, aus denen sich die Organisation der Zelle aufbauen soll. Er sucht die für eine morphologische Strukturtheorie so ungelenke Zellentheorie zu umgehen dadurch, daß er wie ALTMANN u. a. statt der gewöhnlichen Zellen solche in Miniatur als Strukturelemente annimmt, und aus diesem hypothetischen Element läßt er alle sichtbaren Strukturteile entstehen. Der vorher (S. 220 ff.) angegriffene Grundfehler dieses Verfahrens besteht darin, daß man alle Struktur nur aus noch kleineren Strukturen bestehen läßt, ohne aus dieser endlosen logischen Kette hinauszukommen, obwohl die Erfahrung lehrt, daß die Teile eines Systems andere Hauptcharaktere als das System selbst haben, d. h. daß mit Verkleinerung der Dimensionen neue Konstellationen des Stoffes auftreten (oben S. 222). Das Strukturelement HEIDENHAINs

¹⁾ Siehe z. B. FLEMMING, 1882, S. 12 f.; STRASBURGER, 1876, S. 47 f.

²⁾ Vgl. z. B. ALTMANN, 1889, S. 13.

(1907, S. 85) wird nur ein verkleinertes und schematisiertes Bild der mikroskopisch gesehenen Struktur.

Bei HEIDENHAIN haben sich aber dazu als uns hier interessierende faktische Konsequenzen höchst charakteristische Vorstellungen über die sichtbare Protoplasmastruktur ergeben. Diese setzt sich nach HEIDENHAIN aus Verbänden des hypothetischen Strukturelements (den „Protomeren“), zu sogen. Histomeren zusammen. Als solche Histomeren faßt er z. B. die durch gewisse Präparation im Kern erscheinenden färbbaren Körnchen („Chromiolen“) auf, ferner ähnliche Körnchen im Cytoplasma, z. B. Centriolen, Mitochondrien, Drüsengranula, ferner die Mikrosomen im Pflanzenprotoplasma usw., sogar die Chromatophoren¹⁾, also sehr heterogene Dinge. Seine Theorie unterscheidet sich aber von derjenigen ALTMANNs vorzüglich dadurch, daß er sein Strukturelement in die Meta- (Ultra-) Struktur verlegt. Hierdurch wird der Mangel einer Protoplasmatheorie, die irgendeinen histologisch sichtbaren Strukturteil (wie die Granula es sind) sich auswählt und als gemeinsame Grundlage aller anders gearteten Strukturerscheinungen ausdeutet, vermieden, und HEIDENHAIN steht also in einer Reihe mit den übrigen Pangentheoretikern (vgl. S. 220). Doch haben wir seine Auffassung hier erwähnt, weil er sie mehr als die anderen Pangentheoretiker ins Praktische zu übersetzen versucht hat. Wie ALTMANN bedient sich HEIDENHAIN in ausgedehntem Grad besonderer Fixierungs- und Färbungsmethoden und legt dem Befunde der Vitaluntersuchung (Vitalfärbung) nur einen geringen Wert bei (1907, S. 470). Daß er von den erwähnten Begriffen ausgehend, die die verschiedenartigsten Dinge auf einen Haufen werfen und den beobachteten Strukturen Eigenschaften (wie Teilbarkeit) zulegen, die nicht beobachtet werden, nichts Positives für die Lehre von der Struktur des Cytoplasmas erreicht hat, leuchtet ein. Die Einmischung deduktiver Konstruktionen in das mikroskopische Bild hat im Gegenteil höchst bedauernswerte Folgen, da hierdurch der kritische Sinn abgestumpft wird und das nicht deutlich oder direkt Gesehene allzu gern mit spekulativen Details ausgefüllt wird.

Das ruhige Fortschreiten der Protoplasma-Forschung wird überhaupt durch jede Voreingenommenheit, jede vorausgefaßte Meinung über die Bedeutung, die physikalische Natur oder die Funktion des Protoplasmas bzw. seiner Teile nachteilig beeinflußt. Dies ist in Anbetracht der großen Schwierigkeiten des Beobachtens sehr gut verständlich. Andererseits begreift man wohl, daß eben die geringen Resultate, die man trotz angestrengtester Beobachtung des lebenden Protoplasmas erreicht, in einem sehr ungünstigen Verhältnis zu der hohen theoretischen Bedeutung des Gegenstandes steht, und dies mag die Neigung zu Spekulationen erklären. Daß andererseits die Schönheit der fixierten und gefärbten Präparate, verglichen mit dem diffusen Bild, das ein lebendes Plasma darbietet, nicht eben zugunsten des letzteren als angenehmes Forschungsobjekt ausfällt, ist wohl kein ganz nebensächliches Motiv gewesen für den Weg, den die cytomorphologische Forschung einschlug.

Mit der Erfindung der Fixierungs- und Färbungsmethoden ist zweifellos ein sehr großer Fortschritt getan, doch konzentriert sich

¹⁾ HEIDENHAIN, 1907, S. 474 ff.

das Gewonnene ganz vorwiegend auf die Chromosomenforschung. Für die Lehre von der Cytoplasmastruktur ist verhältnismäßig wenig Positives erreicht. Während man vor 1880 das Cytoplasma allgemein als eine zähe, mit beweglichen Körnchen oder Fäden allerlei Art beladene Flüssigkeit auffaßte, welche Auffassung in BERTHOLDS Protoplasmamechanik (1886) gipfelte, gewann später mehr und mehr die Ansicht Gehör, daß dem Cytoplasma ein festeres Gerüst zukäme, und nun entwickelten sich die bekannten Strukturtheorien. Sie entsproßen,

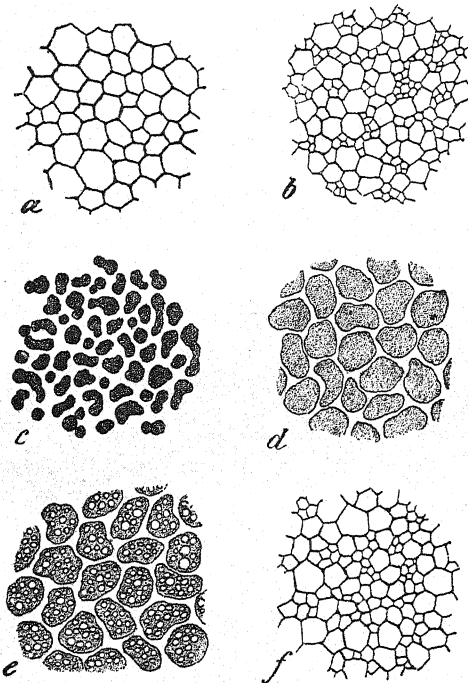


Fig. 106. Künstlich hervorgerufene Schaumstrukturen, in Eiweißlösungen oder Gelatine. Nach A. FISCHER 1899.

wie oben erwähnt, dem Boden theoretischer Vorstellungen über den Bau des Protoplasmas, aber ihre Entwicklung wäre nicht so kräftig gewesen, wenn nicht das überhandnehmende Benutzen fixierter Präparate die unrichtige Vorstellung geweckt hatte, daß das Protoplasma etwas Festes sei. Alle fixierte Struktur ist ja fest, und man gewöhnte sich bald daran, das wirklich Flüssige am Cytoplasma — das doch nicht geleugnet werden konnte — in die leeren Zwischenräume der fixierten Gerüste zu verlegen. Nach FLEMMINGS Mitomtheorie wird alles Cytoplasma von einem Geflecht feiner und langer Fäden durchzogen. Andere Cytologen, wie SCHMITZ, wie früher auf zoologischem Gebiet FROMANN, HEITZMANN u. a. glaubten ganz allgemein, daß die Fäden ein Netzwerk bilden, in dem auch die unzweifelhaft vorkommenden Mikrosomen einge-

geschlossen sind, und zwar vorwiegend in den Knotenpunkten¹⁾, oder einfach optische Querschnittbilder von den Netzfäden darstellen. SCHMITZ²⁾ und FROMANNs Angaben sind, wie BERTHOLD (1886, S. 60 f.) zeigte, unrichtig.

Die Gerüsttheorien sind mit den Tatsachen der Plasmaströmung, ferner mit unseren allgemeinen Kenntnissen über die physikalische Natur des Cytoplasmas ziemlich unvereinbar³⁾. Zudem halten die Angaben nicht stand vor der direkten Kritik³⁾. Höchstwahrscheinlich sind die allermeisten der im fixierten Zustand wenigstens in Pflanzenzellen beobachteten Plasmagerüste nichts anders als Kunstprodukte, und kein vernünftiger Mensch glaubt wohl länger, daß ein so

¹⁾ SCHMITZ, 1880; STRASBURGER, 1876, S. 20.

²⁾ Siehe auch GURWITSCH, 1904, S. 15.

³⁾ A. FISCHER, 1899, S. 273, 311; BERTHOLD, 1886.

empfindliches und wasserreiches Ding wie das Cytoplasma den rohen Eingriffen gegenüber, die die meisten Fixierungsmethoden mitbringen, seine feinste Struktur erhalten könnte. Dieselbe Zelle zeigt ja in verschiedenen Reagentien fixiert eine ganz verschiedene Struktur, und es bleibt eine offene Frage, welche von den Bildern dem wirklichen Verhältnis entsprechen oder ob nicht alle falsch sind. Man vergleiche z. B. die von HARDY (1899) in Fig. 18 und 19 wiedergegebenen Bilder. Wenn also eine völlig naturgetreue Fixierung ein nicht erreichbares Ideal ist, so kann andererseits ein gutes Fixierungsmittel (z. B. Osmiumsäure) wohl wenigstens die hauptsächlichliche Anordnung der Plasmastrukturen erhalten.

Obwohl die Gerüsttheorie als Theorie betrachtet falsch ist, so hindert dies natürlich nicht, daß Gerüste (Netzwerke) in bestimmten Fällen im Leben auftreten können. Doch sei hier auf die Schwierigkeiten der Beobachtung hingewiesen, die es z. B. verursachen, daß man leicht eine Netzstruktur mit einer Kammer- oder Wabenstruktur verwechselt. So ist z. B. aus der Beschreibung, die STRASBURGER (1875, S. 20, 1876, S. 20) über den Bau des Cytoplasmas in den Eiern von Coniferen und Gnetaceen, sowie in *Vaucheria*-Schwärmosporen und *Cladophora*-zellen gibt, nicht deutlich zu ersehen, ob er netzförmige Strukturen oder Waben („Kammern“) gesehen hat. Er spricht nämlich von dünnen, „netzförmig verbundenen“ Platten (Fig. 107). Anastomosierende Fäden sah LAUTERBORN im Diatomeenplasma (vgl. S. 244) und was die Mitochondrien anbetrifft, so wird häufig eine netzförmige Anordnung derselben beschrieben (unten Kap. 6).

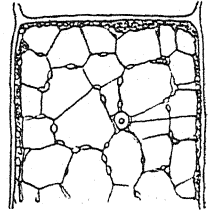


Fig. 107. Oberer Teil einer *Cladophora*-zelle in optischem Längsschnitt. In den Wabenwänden sind Chromatophoren und Kerne eingelagert. Nach ZIMMERMANN.

Rein physikalisch scheint eine wenigstens vorübergehende Anordnung in Netzen gut möglich zu sein, wenn es sich um Gele handelt. In erstarrender Gelatine fand HARDY häufig Tröpfchen, die sich zu Netzen zusammenklebten. In verdünnteren Lösungen entstand aber statt dessen Schaumstruktur. Die Wahrscheinlichkeit einer Netzstrukturbildung im Cytoplasma ist demgemäß nicht groß und scheint sich auf Spezialfälle zu beschränken (vgl. hierzu die Ausführungen bei A. MEYER 1920, S. 22 ff.).

6. Die Wabentheorie. Besser begründet als die Granulattheorie und die Gerüsttheorien erschien die Wabentheorie BÜTSCHLI (1892, 1898, 1901), weil dieser Forscher die physikalischen Bedingungen, die in dem Protoplasma maßgebend sind, mit in Betracht zog und auch ein ausgedehntes Tatsachenmaterial herbeibrachte. BÜTSCHLI ahmte die physikalische Natur des Plasmas u. a. durch Emulsionen von Seifenlösung in Öl nach. Bei richtigen Mengenverhältnissen entsteht hierbei ein Schaum, der die winzigen Tropfen der Seifenlösung in Kammern von Öllamellen eingeschlossen hält. Auch die Hydrogele sollen nach BÜTSCHLI Wabenstruktur haben (vgl. S. 188), doch sind seine Angaben hierüber, wenigstens in ihrer zu allgemeinen Fassung, von späteren Forschern (z. B. HARDY, vgl. oben) bestritten worden. In Hydrogelen, wie in Hydrosolen scheint es von den relativen Mengenverhältnissen, bzw. von dem Wassergehalt abzuhängen, ob tropfige Emulsionen oder netzartige oder Wabenstrukturen entstehen.

Was nun die von BÜTSCHLI urgierte durchgehende Wabenstruktur des Protoplasmas anbetrifft, so fußt diese Annahme zumeist auf den Erfahrungen an fixierten Präparaten. Nun haben HARDY, FISCHER und BERG gezeigt, daß die Fixierungsmittel in der Tat winzige Hohlräume auch in homogenen Hydrogelen erzeugen. Nach A. MEYER (1920, S. 27) hat sich BÜTSCHLI (1896) betreffs der angeblichen Wabenstruktur von *Spirillum undula* durch Öltröpfchen getäuscht. Der lebende Protoplast enthält viele runde Fetttropfen. Nach Fixierung und Präparieren platten sich die Tropfen gegeneinander ab und geben so ein künstliches Schaumgerüst. Vgl. auch das unten im Kap. 6 über die Degeneration der Cytosomen Gesagte. Aus diesem Grund flößen die vielen Angaben über Wabenbau nicht unbedingt Zutrauen ein. In nicht wenigen Fällen ist aber echte Schaumstruktur am lebenden Cytoplasma nachgewiesen, so vor allem in den Protozoen durch BÜTSCHLI und SCHAUDINN (1902, Bakterien), ferner z. B. im Seeigelei (WILSON 1906, S. 28), in den Wurzelhaaren von *Hydrocharis* (STÜBEL 1908), doch dürfte solche Struktur zweifellos außerdem in vielen Fällen vorkommen, wo der direkte Nachweis scheitert, bzw. wo man Netzwerke zu sehen glaubt. BÜTSCHLI macht darauf aufmerksam, daß Waben in optischem Schnitt wie Netze aussehen.

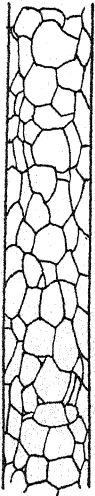


Fig. 108. Teil einer Hyphe von *Monoblepharis*. Schaumige Anordnung des Cytoplasmas. Lebendes Material. Nach LAGERHEIM 1899.

Schon allgemeine Überlegungen und die Erfahrungen über Kolloide machen die Verbreitung der Wabenstruktur ziemlich wahrscheinlich. Ferner sei auf die bemerkenswerten Übereinstimmungen zwischen den aus dem Wabenbau abgeleiteten Strukturen in künstlichen Schäumen und im Protoplasma hingewiesen. So z. B. die Tatsache, daß die Mikrosomen in den Schnittpunkten der Wabenwände zu liegen pflegen, ferner die Bildung einer Alveolarschicht von Waben mit radial stehenden Wänden um Vakuolen und andere Einschlüsse, endlich das Entstehen langgestreckter Wabenreihen bei fadenartiger Ausziehung der Emulsion bzw. der Pseudopodienbildung der Amöben usw. Die Anordnung der Wände in einem Schaum folgt bekanntlich dem PLATEAUSchen Gesetz der Minimalflächen, die ja auch für die Konfiguration des Zellnetzes gültig ist (S. 157 ff.).

Wegen der Kleinheit der Waben im Protoplasma ist es aber nicht möglich, die Anordnung der Wände genau zu bestimmen. Höchstwahrscheinlich sind nun auch die „Idealwaben“ ebenso selten wie Zellen, deren Form ganz dem Minimalflächen-Gesetz entspricht. Denn die Waben unterliegen sicher der Formbildung in der Zelle und sind nicht als unveränderliche Strukturelemente anzusehen. Was man bei aller Anerkennung des Vorzüglichen in den Bestrebungen BÜTSCHLIS kritisieren muß, ist eben, daß er eine Theorie gemacht hat und die Wabenstruktur als die Protoplasmastruktur par préférence ansieht. BÜTSCHLI hat sogar eine gewisse Standardgröße der Waben festgestellt; sie sollen in den verschiedensten Objekten etwa $1\ \mu$ weit sein. Doch lehren Angaben anderer Forscher, z. B. STRASBURGERS oben zitierte Befunde über „Kammern“, WILSONS über die Seeigeleier und verschiedene andere auf das zoologische Gebiet fallende Angaben,

daß die Waben sehr verschiedene Größe haben, daß sie beweglich sind (STRASBURGER a. a. O.) oder daß sie, den wechselnden physiologischen Zuständen der Zelle folgend, sich zusammenziehen oder zu großen Hohlräumen erweitern (WILSON a. a. O.), ja BÜTSCHLI (1892, S. 170) selbst will das homogene Hyaloplasma der Amöbepseudopodien dadurch erklären, daß die Waben sich vergrößert und ihre Wände derart verdünnt haben, daß sie unsichtbar geworden sind!

BÜTSCHLIS Waben sind ebenso wenig wie ALTMANNs Granula oder FROMANNs Netze irgendwelche elementare Struktureinheiten, aus denen sich die gesamte Cytoplasmastruktur herleiten ließe¹⁾. Es gibt sicher Cytoplasma, das statt Waben feine Tröpfchen oder Fäden enthält, und es gibt auch strukturloses Plasma, und ferner können in gewissen Zuständen Fäden entstehen (Spindelfäden u. dgl.), die zwar auf deduktivem Wege sich wohl aus gestreckten Wabenreihen ableiten lassen (BÜTSCHLI, RHUMBLER), die aber höchstwahrscheinlich in der Wirklichkeit ganz unabhängig von etwaigen Waben entstehen.

Wenn die Waben eine gewisse Größe überschreiten, wäre es vielleicht zweckentsprechender, von Kammern zu sprechen. Solche Kammern wurden von SCHMITZ (1879), STRASBURGER u. a. beobachtet. Die gekammerte Struktur scheint eine recht häufige Erscheinung in Pflanzenzellen zu sein. REINKE (1911, S. 237) erwähnt eine großgekammerte Struktur für *Haplospora globosa* und andere Algenzellen (vgl. auch OLTMANNs 1904, SWINGLE 1897), und namentlich CRATO machte auf die Verbreitung der lamellosen und gekammerten Struktur aufmerksam. Das Protoplasma bildet nach ihm ein Lamellensystem, dessen Kammern von einer Flüssigkeit gefüllt werden. Die Lamellenwände sollen Cytosomen (die Physoden Cratos) enthalten (CRATO, 1893, 1896). Eine gleiche Schaumstruktur hat nach LAGERHEIM (1899a, S. 12) das Protoplasma der Monoblepharideen. Es kommt in Form von dünnen Lamellen vor, die wabenförmig miteinander verbunden sind und polyedrische Vakuolen umschließen, die auf langen Strecken annähernd gleich groß sind (Fig. 108). Eine Wabenstruktur beschreibt HANNIG (1911) für die reifen Massulae von *Azolla* (Fig. 109).

Diese gekammerte bew. schaumige Struktur hat, wie Schäume überhaupt (vgl. RHUMBLER 1914, S. 527) eine große Beständigkeit gegen mechanische Eingriffe. ANDREWS (1903) fand in zehn Tage

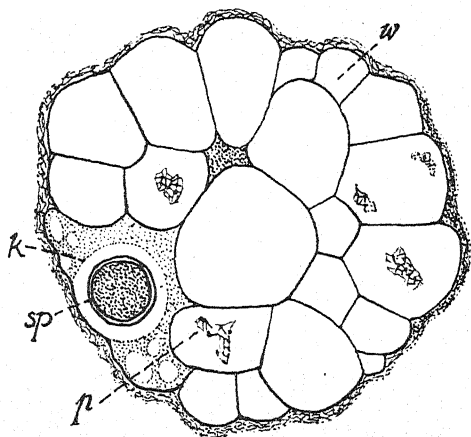


Fig. 109. Querschnitt durch eine reife Massula von *Azolla* mit grobwabigem Bau. Nach HANNIG 1911.

¹⁾ BÜTSCHLI hat sich später (1901, S. 498) selbst gegen die Auffassung der Waben als Struktureinheiten gewendet. Vgl. auch RHUMBLER, 1914.

alten Kotyledonen von *Phaseolus coccineus* nach Zentrifugieren die ergastischen Einschlüsse (Stärke, Aleuron) an das zentrifugale Ende geschleudert, während „die Zellen in dem zentripetalen Ende von einer Masse großer polygonaler, sehr dünnwandiger und durchsichtiger Waben angefüllt waren“. Dieser Cytoplasmaschaum dürfte schon im normalen Samen vorhanden sein, ist also unverändert geblieben. Ähnliche Beobachtungen machte MOTTIER (1899) an *Cladophora*. Die oben erwähnte grobe Schaumstruktur wird hier bei sehr hohen Schleuderkraften durchaus erhalten (bis 1800 g; A. MEYER (1920, S. 432) benutzte mit gleichem Resultat Kräfte bis 8300 g). Die Chromatophoren und die Kerne folgen der Schleuderkraft und passieren durch die Schaumwände, ohne sie zu zerreißen. Nach dem Aufhören der Kraft wandern die Kerne und Chromatophoren wieder zurück.

Die hier geschilderte grobe Schaumstruktur dürfte aus Zellsaft und Cytoplasma bestehen. BÜTSCHLI'S Wabenstruktur sollte aus zwei Phasen von Cytoplasma bestehen. Auch Hyaloplasma und ergastische Substanz kann Schaumstruktur geben. Schon aus diesen vielen Möglichkeiten erhellt, wie ungereimt es wäre, Schaumstruktur mit Lebensstruktur zu identifizieren. — Es begegnet vielfach großen Schwierigkeiten, die Natur der Wabenraumflüssigkeit festzustellen, eben wegen der Beständigkeit der Schäume. Die oben erwähnten Beobachtungen lehren, daß man nicht die sonst so bequeme Zentrifugiermethode gebrauchen kann, um Zellsaft und Plasmawaben zu trennen. Hilfreicher wären vielleicht Methoden, die auf physiologische Entmischung hinielen. Vgl. hierüber Kap. 4. Dort sind auch andere Fälle von Schaumstruktur geschildert. Über Vakuolisierung siehe auch Kap. 8.

7. Die Polymorphie des Cytoplasmas. Die moderne Auffassung geht dahin, daß dem Cytoplasma keine konstante, sondern eine wechselnde Struktur zukommt und daß der Strukturwechsel Hand in Hand mit Änderungen des physiologischen Zustandes geht¹⁾. Auf dem zoologischen Gebiet liegen viele interessante und einleuchtende Tatsachen über Strukturentwicklung vor. Einige mögen hier kurz erwähnt werden.

Nach WILSON (1899, 1906, S. 28) enthält das Ovarieei der Seeigel zahlreiche kleine Granula, die bei der späteren Entwicklung Wabenwänden ihre Entstehung geben. Ähnlich wird die Entstehung der Waben im *Rhynchelmis*-Ei von VEYDOWSKY und MRAČEK (1903) geschildert. Mit dem Eindringen des Spermiums quellen die Granula und lösen sich auf, wobei eine schaumige Emulsion entsteht (siehe GURWITSCH 1904, S. 16).

GURWITSCH zentrifugierte Tritoneier, wobei die Wabenstruktur des Cytoplasmas zerstört wurde, indem das zähere Dispersionsmittel (die Wabenmasse) weggeschleudert wird und nur das Enchylema (Hyaloplasma) zurückbleibt. Nachher wird aber die wabige Beschaffenheit in diesem homogenen Hyaloplasma wieder von neuem erzeugt. Dieser Versuch lehrt, daß die Wabenstruktur keine notwendige „Lebensstruktur“ ist, sondern daß sie eben in gewissen physiologischen Zuständen erzeugt und, wenn experimentell zerstört, regeneriert wird.

¹⁾ Siehe z. B. WILSON, 1906; FISCHER, 1899; GURWITSCH, 1904, Artikel Zelle in Handwörterb. d. Naturwiss., 1915, S. 817. Ferner A. MEYER, 1920, S. 26 f.

Da dieser Versuch in anderer Weise als die oben zitierten Befunde über *Cladophora* usw. ausfiel, lag möglicherweise keine echte Wabenstruktur, sondern eine Netzstruktur vor.

Wir können nach der hier gegebenen Übersicht über die neueren Befunde über die Protoplasmastruktur getrost zu BERTHOLDS Definition zurückkehren, daß das Cytoplasma zuweilen ganz homogen erscheint, aber in der Regel den Charakter einer feinen Emulsion hat. Die Emulsion kann hierbei je nach den Dispersionsverhältnissen und der relativen Menge und Konsistenz der Bestandteile sehr feine Tröpfchen enthalten („Körnerplasma“) — die wohl auch Körner, Kriställchen¹⁾, kleine Vakuolen usw. sein können; oder die Tröpfchen haben längliche Gestalt oder sind netzartig verbunden; oder es sind statt dessen fädige Differenzierungen vorhanden oder es liegt eine Waben- (Alveolar-, Schaum-) Struktur vor, mit oder ohne zugleich vorhandene Mikrosomen, Vakuolen, Fäden usw. Man ist nicht berechtigt, die Wabensubstanz ohne weiteres mit der Substanz der Tröpfchen, Fäden usw. zu identifizieren, obwohl in gewissen Fällen — wie die vorhin erwähnten Angaben von WILSON u. a. lehren — eine genetische Beziehung vorhanden sein kann. Ebenso wenig darf man, wenn man die Zwischenmasse bezw. Grundmasse Hyaloplasma oder Enchylema nennt, diese als ein chemisches oder physiologisches Individuum auffassen, sondern nur als morphologisches Element, das je nach dem physiologischen Zustand der Zelle eine verschiedene Zusammensetzung haben könnte. Ganz unberechtigt ist die von einigen Forschern gemachte Annahme, daß das Enchylema des Körner- oder Wabenplasmas eine „leblose“ Flüssigkeit und die Faden- oder Wabensubstanz allein die eigentliche lebende Substanz vorstelle²⁾. Abgesehen davon, daß eine Distinktion zwischen „lebender“ und „lebloser“ Substanz nicht leicht ist (vgl. S. 65. 197, 198), sprechen ja viele der schon erwähnten Angaben dafür, daß das Hyaloplasma einen sehr wesentlichen Teil des lebenden Geschäfts trägt. Ebenso wenig wie man berechtigt ist, irgendein Organ der Zelle mit den essentiellen Eigenschaften des Lebens auszurüsten (vgl. S. 218), ebenso wenig scheint es geboten, in dem Cytoplasma oder im Kern usw. eine solche Unterscheidung durchzuführen. Die chemisch-physikalische Theorie der Zelle sieht eben im Zusammenwirken der verschiedenen Teile das Wesentliche (S. 214 ff.). Es muß experimentell entschieden werden, welche Strukturen entbehrlich sind. Namentlich handelt es sich wohl um quantitative Schwankungen. Qualitativ kann ja das eigentliche Cytoplasma nicht wesentlich verändert werden, weil dies ein Verrücken seiner erblichen Beschaffenheit mitbringen müßte. Wenn man aber annimmt, daß Spezialisierung Sache der Quantität ist (LUNDEGÅRDH 1914; oben Abschn. I Kap. XI B), so versteht sich, daß die chemischen Reaktionen des Cytoplasmas in verschiedenen Zuständen verschieden sein können. Das Cytoplasma beteiligt sich ja unmittelbar an den meisten ontogenetischen Vorgängen und muß deshalb auch mit vielen speziellen Stoffen beladen werden, die dann allein ausschlaggebend für die mikrochemische (oder makrochemische)

¹⁾ Nach REINKE, 1911, S. 276 sollen die Mikrosomen bei *Aethalium* zum großen Teile aus Kalziumkarbonat bestehen.

²⁾ Zu dieser Auffassung bekennt sich z. B. DAVENPORT, *Experim. Morphol.* 1908, S. 70.

Reaktion werden. So gibt das Cytoplasma vielfach Eiweißreaktion, namentlich in Embryonalteilen. Nicht selten schlagen aber die Reaktionen fehl (vgl. S. 199). So erwähnt schon SACHS (1862, S. 293), daß mit der Biuretprobe sich kein Eiweiß im fertiggestreckten Parenchym erkennen läßt. Jedenfalls dürfe man mit Sicherheit behaupten können, daß die Mengenverhältnisse der verschiedenen Eiweißstoffe während der Entwicklung der Zelle außerordentlich verändert werden (vgl. auch ZACHARIAS 1909, A. MEYER 1920, S. 488 ff.). In panachierten Blättern zeigen sich z. B. die grünen Teile sehr reich, die albikaten sehr arm an Eiweiß (LAKON 1916, GERTZ 1917). Daß die wechselnde Zusammensetzung des Cytoplasmas nicht die Annahme eines „Idioplasmas“ („Vitile“ usw.) hervorzwängt, sondern im Gegenteil eine Stütze der chemisch-physikalischen Theorie ist, wurde schon im Kap. XI B des vorigen Abschnittes erörtert (S. 185 ff.).

Die aufgeschwemmten Körper bzw. die Substanz der Wabenwände oder Fäden dürften in der Tat sehr heterogene Dinge in sich fassen, vielleicht sogar Organe oder Organellen (vgl. S. 65, 78). Daß Entmischungs- und Emulgierungsvorgänge einander rasch in den lebenden Zellen ablösen können und daß hierbei namentlich die gröbere Struktur rasch weitgehende Änderungen erfahren kann, werden wir unten sehen. Man kann selbstverständlich einem Hyaloplasma nicht ansehen, ob es nicht submikroskopisch ein Körner- oder Schaumplasma sei. Jedenfalls beschränkt sich die Struktur nicht auf das mikroskopisch Gesehene, sondern sie geht in das ultramikroskopische Gebiet über. Andererseits wird nicht viel gewonnen mit der Annahme einer vitalen ultramikroskopischen Elementarstruktur¹⁾. Man denkt sich wohl unter einer solchen Ultrastruktur eine speziell für das Leben charakteristische Struktur, nicht eine kolloidale Struktur im allgemeinen. Auch wenn die Annahme einer solchen ultramikroskopischen Struktur- bzw. Lebens-einheit nicht widerlegt werden kann, so ist sie doch völlig überflüssig. Die morphologischen und molekularen Verhältnisse der Kolloide sind hinreichend kompliziert, um die große Variation der sichtbaren Struktur zu erklären. Man sollte wenigstens die Ergebnisse der erst in den letzten Jahren in Angriff genommenen Strukturuntersuchungen über Sole und Gele abwarten, ehe man sich gegen die Möglichkeit erklärt, daß die Cytoplasmastruktur im großen ganzen ein Kolloidphänomen ist. Hiermit ist natürlich nicht gemeint, daß das Cytoplasma sich ganz wie die toten Kolloide verhält, so daß man Befunde über diese ohne weiteres auf die Verhältnisse in den lebenden Zellen übertragen darf. Es gibt natürlich im Cytoplasma eine bestimmte Organisation, die verwickelter als die der uns bekannten kolloidalen Systeme ist, es liegt aber bisher kein Grund vor, diese Kompliziertheit auf die Existenz hypothetischer Molekülverbindungen (Formelemente) zurückzuführen.

8. Die Bedeutung physikalischer Analogien für die Erforschung der Cytoplasmastruktur. Fibrilläre Strukturen. Wo es Schwierigkeiten begegnet, der Zusammensetzung der feineren Plasmastruktur auf direktem Wege auf den Grund zu kommen, hat man, wie

¹⁾ Solche Annahmen machen u. a. HEIDENHAIN, 1907; WILSON, 1906; GURWITSCH 1904; A. MEYER, 1920. Weiteres über Theorien der Elementarstruktur S. 220 ff. dieses Buches.

aus der Besprechung von BÜTSCHLIS Theorie erhellt, auch indirekt, durch das Studium der physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas, Rückschlüsse auf die mögliche Struktur zu gewinnen versucht. Man vergleiche besonders RHUMBLERS (1914) Erörterungen über den „Spumoidbau“. Auch die Gerüsttheorien gingen von gewissen Vorstellungen über Konsistenz usw. aus. Desgleichen gibt es Vorstellungen, die sich aus dem Studium strömenden Plasmas entwickelt haben.

KÜHNE (1864, S. 94) nahm eine Kontraktilität des Cytoplasmas der Tradescantienhaare an und scheint hiermit die Vorstellung von einem lamellösen Bau verbunden zu haben. Schon BRÜCKE glaubte an die Kontraktilität und REINKE (1911, S. 276) führt die Strömung auf Kontraktion der Strukturelemente zurück. Seine Auffassung fußt also auf der Annahme eines festen Gerüsts.

VELTEN (1873, 1876) gelangte bei seinen Untersuchungen über die Plasmaströmung zu einer ziemlich komplizierten Auffassung des strömenden Plasmas. Er nimmt ein System von netzartig verbundenen Fäden oder Kanälen von dichterem Plasma an, das von einer dünneren Plasmaflüssigkeit umgeben sein soll. Die Fädennetze sollen in der Richtung der Strömung ausgezogen sein und ihre Lage soll sich allmählich verändern. Zu dieser Auffassung gelangte VELTEN zweifellos z. T. aus theoretischen Gründen, denn spätere Forscher sahen in den Pflanzenhaaren nur ein Körnchenplasma mit runden oder länglichen Mikrosomen (BERTHOLD 1886, S. 62; STRASBURGER 1902, S. 117; A. MEYER 1920, S. 417).

Auch HEIDENHAIN (1907, S. 103, 458, 487) hat in dergleichen Objekten (Kürbishaar, Haar von der Spritzgurke) Fibrillen abgebildet, die er als feste, das strömende Plasma sozusagen lenkende Strukturen deutet. Es handelt sich betreffs eines solchen festen Gerüsts wie auch betreffs ähnlicher Angaben der Netzstrukturtheoretiker (zu diesen gehört auch O. HERTWIG [1909, S. 23]) um eine hypothetische Annahme. Es leuchtet ein, daß Fibrillen durch Plasmaströme vorgetäuscht werden können.

Wenn z. B. in einem dünnen Plasmastrang zwei oder mehr entgegengesetzt gerichtete Ströme sich bewegen (was häufig vorkommt; siehe Kap. 10), so werden sie durch dünne Zonen unbewegten Plasmas getrennt, was den Anschein von Fibrillen erwecken kann. Übrigens kann man dem körnerlosen Hyaloplasma nicht direkt ansehen, ob es strömt. Daß jedoch einzelne Stellen dichter, andere weniger dicht sind, ersieht man aus der Lichtbrechung. Nach RHUMBLER (1902, S. 301) zeigt das strömende Protoplasma von *Chara* an verschiedenen Stellen sehr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen, „es scheint hiernach an verschiedenen Orten eine verschiedene Konsistenz bezüglich Zähigkeit zu besitzen“. Die Konturen zwischen den verschiedenen zähen Plasma-teilen sind aber nach ihm wenig scharf, wie auch die Begrenzung des Plasmas gegen den Zellsaft. Die Beweise für den flüssigen Aggregatzustand des Cytoplasmas werden wir im folgenden Kapitel beibringen.

Daß Fibrillen (Strahlen) durch Strömung vorgetäuscht werden können, zeigte CHAMBERLAIN (1909) im Eiplasma von *Dioon edule*. Auch HABERLANDT (1901, 1918, S. 597) wies nach, daß in den Pleromzellen vieler Pflanzen eine längsfibrilläre Struktur der Cytoplasmastränge dadurch entsteht, daß das Plasma in langen Zügen oder

Lamellen strömt, die durch lange Vakuolen getrennt werden. NĚMEC (1901, 1902) hatte fibrillenähnliche Strukturen in gewissen Zellen (z. B. in der Kolumella der Wurzelhaube, im Plerom) beobachtet. Ob ihnen eine Funktion als reizleitende Strukturen zukommt, bleibt freilich noch ungewiß.

Die Zusammensetzung des strömenden Plasmas aus länglichen Lamellen beschrieb schon CRATO (1893, 1896). Nach ihm ziehen sich in den dünnsten Strängen die Plasmalamellen zu Fäden aus, so daß aus der gekammerten eine fibrillenähnliche Struktur entstehe. CRATOS Angaben sind vielfach angezweifelt worden (siehe z. B. A. MEYER 1920, S. 412 f.). Jedoch erwähnt auch BERTHOLD (1886, S. 120) in den Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis* „statt des zentralen Stranges ein System von solchen, welches eine Anzahl von kleineren Safräumen umschließt und insgesamt in basipetaler Richtung sich bewegt“.

Ob Fadenstrukturen im pflanzlichen Cytoplasma (ausgenommen vielleicht bei Flagellaten; vgl. Kap. 6) wirklich feste Konsistenz bekommen können, bleibt sehr fraglich. Plasmaströmung in beweglichen Strängen, die Bewegungen des Kerns und der Chromatophoren, die Bewegungen und Umwandlungen der Cytosomen (Chondriosomen usw.) und Mikrosomen würden mit der Annahme dauernd fester Fibrillen, Netze oder Waben nicht vereinbar sein; vgl. die ausführlichen Auseinandersetzungen bei RHUMBLER (1898—1902, 1914), BIEDERMANN (1909), PFEFFER (1904). Die von LIDFORSS (1908) u. a. angenommenen „kinoplasmatischen“ Verbindungsfäden zwischen Chromatophoren und Zellkern sind nach ÅKERMAN (1915) gewöhnliche Cytoplasmafäden. Wenn man also die Anwesenheit fester Strukturen im tätigen Cytoplasma leugnen muß, so bleibt doch die Möglichkeit bestehen, daß Züge bzw. Fäden vorübergehend dickflüssige bis gelartige Konsistenz annehmen könnten, etwa so wie die feinsten Pseudopodien der Rhizopoden. Solche Konsistenzänderungen müßten jedenfalls reversibel sein, wie sie es auch bei den Rhizopoden tatsächlich sind.

Während RHUMBLER (1914) durch physikalische Analogien geleitet sich für die Schaumstruktur ausspricht, glaubt LEPESCHKIN (1912), daß eine solche nur auftritt, wenn eine festere Konsistenz für die Aktionen der Zelle erforderlich ist, wie in der Außenschicht der Infusorien oder dem Ektoplasma der Amöben, während das strömende Plasma nur eine Emulsion sein kann. Echte Schäume sind in der Tat sehr formbeständig. Nach LEPESCHKIN (1911, S. 185) sind die „Schäume“, die BÜTSCHLI aus Olivenöl darstellte und deren physikalische Eigenschaften er studierte, gewöhnliche Emulsionen gewesen. Tatsächlich wird ein Schaum durch Strömungen im äußeren Medium unbeeinflusst (RHUMBLER 1914, S. 503; Versuch mit lebenden und getöteten Blastomeren), jedoch kann Strömung und Bewegung in demselben durch Änderung der Oberflächenspannung zwischen den Schaumwänden und deren Inhalt verursacht werden. RHUMBLER (1914) hat viele Argumente für die Annahme einer Schaumstruktur des Cytoplasmas gesammelt. Er verhält sich jedoch gegen BÜTSCHLIS frühere Annahme ablehnend, daß es sich hier um eine Elementarstruktur handeln sollte, sondern nimmt nur an, daß die Schaumstruktur der gewöhnlichste Zustand des Protoplasmas sei (1914, S. 524).

Es mag hier hinzugefügt werden, daß man mit physikalischen Analogien immer sehr vorsichtig umgehen muß. Sie haben zweifelsohne einen großen Wert, um viele Phänomene des Lebens dem Verständnis näher zu bringen, im allgemeinen liegt aber die Gefahr nahe, die Sachen etwas zu einfach und, sagen wir, schematisch aufzufassen. So finde ich es verfrüht, in dem Spumoidbau eine besondere Anpassung an die chemische Organisation zu erblicken, wie es HOFMEISTER (1901) und neuerdings RHUMBLER (1914, S. 533) tun. Schon eine Emulsion mit ihren unzähligen isolierten Tröpfchen würde ja eine hinreichende Vorbedingung der chemischen Heterogenität vorstellen. In Anbetracht der im Leben vor sich gehenden Entmischungen und Emulgierungen oder sonstigen Umlagerungen, durch welche auch die feinere Struktur bedeutend verändert wird, finde ich es nicht sehr wahrscheinlich, daß die chemische Organisation wesentlich auf einer bestimmten morphologischen Anordnung der feinsten Strukturteile basiert wäre. Meiner Meinung nach ist die sichtbare Struktur zwar der Ausdruck bestimmter energetischer und stofflicher Konstellationen und sie hat in vielen Fällen wohl auch bestimmte morphologische und physiologische Zwecke (z. B. Erhöhung der Festigkeit, Erhöhung der Stoffwechselintensität laut WARBURG [1913] usw.), aber der wesentlich protoplasmatische Betrieb dürfte im Ultramikroskopischen, also wesentlich in molekularen Verhältnissen, verborgen sein. Zur Verdeutlichung dieser Ansicht möchte ich nochmals betonen, daß diese Ultrastruktur in chemischem (speziell kolloid-chemischem) Sinne zu fassen ist und keine morphologische Elementarstruktur sein kann (vgl. oben S. 217), da wir doch bei Verkleinerung der Dimensionen schließlich in ein Gebiet kommen, wo Chemisches und Physikalisches untrennbar zusammengehört, und da wir eben von der Voraussetzung ausgingen, daß die mikroskopischen Strukturerscheinungen nur in sehr mittelbarem Verhältnis zu dem feinen Ultramechanismus der Zelle stehen. Die Ultrastruktur verhält sich vielleicht zur Wabenstruktur etwa so wie das Zellnetz zur Morphologie der Organe. Wie die Form und Größe der Organe in keinem bestimmten Verhältnis zu der Form und Größe der einzelnen Zellen steht (vgl. S. 150ff.), so dürfte auch die Mikrostruktur des Protoplasmas in keinem direkten Kausalverhältnis zur Ultrastruktur stehen. Beide dürften in ziemlich weiten Grenzen unabhängig variieren, so daß, wie die Beobachtung lehrt, auffallende Änderungen der cytoplasmatischen Struktur nichts an der prospektiven Fähigkeit des Elementarorganismus ändern.

IV. Aggregatzustand. Degenerationserscheinungen.

Die Frage nach dem Aggregatzustand des Cytoplasmas hängt, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, ziemlich eng mit dem Strukturproblem zusammen und es besteht auch hier ein reger Kampf zwischen theoretischen Vorstellungen und tatsächlichen Befunden. Daß man dem Cytoplasma so gern wenigstens ein festes Gerüst zuschreiben wollte, steht mit theoretischen Vorstellungen über das lebende Substrat im Zusammenhang, indem man in Erfahrung der streng gesetzmäßig verlaufenden Entwicklung und Vererbung sich einen feinen zellulären Mechanismus denken zu müssen glaubte, hierbei aber den nicht seltenen

Fehler beging, diesen Mechanismus nach dem Modell einer Taschenuhr zu denken, d. h. eine bis in die Einzelheiten gehende fest räumliche Anordnung der Idioplasmamoleküle annahm. Diese vorwiegend auf NÄGELIS Idioplasmatheorie zurückgehende Denkweise hat den jetzigen Kenntnissen über chemische Dynamik und Kolloidchemie besser angepaßten Anschauungen weichen müssen. Wir brauchen heute nicht nach der unwahrscheinlichen Annahme einer festen Maschinenstruktur zu greifen, denn die chemische Dynamik und die Kolloidchemie versieht uns mit hinreichend Erklärungsmöglichkeiten der Strukturbildungsphänomene, die sich sehr wohl mit der Vorstellung eines nicht festen Protoplasmas vereinen lassen.

Die Tatsachen sprechen dafür, daß das Protoplasma für gewöhnlich einen mehr oder wenig flüssigen Zustand aufweist. Doch ist zu betonen, daß im Gebiet der Kolloide kein strenger Unterschied zwischen fest und flüssig möglich ist, weil alle Arten von Zähflüssigkeit vorkommen und die Kolloide durch Änderung des Dispersionszustandes Mittel besitzen, die innere Reibung außerordentlich zu variieren.

Doch scheint das Protoplasma nur in besonderen Fällen einen so hohen Grad der inneren Reibung aufzubieten, daß es wird, was man im täglichen Leben fest, d. h. widerstandsfähig gegen Druck nennt, und eine kristallinische Struktur, d. h. eine bestimmte räumliche Anordnung der Moleküle, ist völlig ausgeschlossen, was das Gesamtprotoplasma oder das Cytoplasma anbetrifft. Dagegen ist es sehr gut möglich, daß einzelne Teile (Mikrosomen, Fäden, sogar Chromosomen) zeitlebens sich etwa wie flüssige Kristalle verhalten könnten (vgl. S. 194) und betreffs der ergastischen Einschlüsse ist ja bekannt, daß sie häufig in rein kristallinischem Zustand auftreten (Eiweißkristalle, Stärke usw.). Eben die physikalisch-morphologische Heterogenität des Protoplasmas bietet Schwierigkeiten bei der Beurteilung des Aggregatzustandes. Die direkten Beobachtungen und Versuche über die Konsistenz des Cytoplasmas (der Kern und die Plastiden sollen nicht hier behandelt werden) betreffen teils den durchschnittlichen Zustand, Grundmasse plus Mikrosomen, Waben usw. als eins genommen. Teils ermöglichen aber Beobachtungen über Bewegung, Strömung usw. einen gewissen Einblick in die Konsistenz der Fäden, Kammerwände usw.

1. Der flüssige Zustand des Gesamtcytoplasmas

Die meisten Beobachtungen aus älterer Zeit stimmen darin überein, dem Cytoplasma die Konsistenz einer schleimigen, fadenziehenden, zähen Flüssigkeit beizulegen. So sagt z. B. HOFMEISTER (1867, S. 1): Das Protoplasma „ist allerwärts ein wesentlich gleichartiger Körper von zähe flüssiger Beschaffenheit, reichlich Wasser enthaltend, von leichter Verschiebbarkeit seiner Teile“. Dieser Eindruck drängt sich ohne weiteres dem Mikroskopiker auf, der lebende Zellen untersucht. Daß jedoch durch die direkte Beobachtung von Strömungen u. dgl. nur Argumente, nicht Beweise für die flüssige Konsistenz erbracht werden, erhellt u. a. daraus, daß ja, wie wir im vorigen Kapitel gesehen, mehrere Forscher zu entgegengesetzten Anschauungen kamen. Erst die Prüfung, ob das Protoplasma den speziellen Gesetzen der Flüssigkeiten gehorcht, bringt sichere Beweise.

Eine Flüssigkeit soll¹⁾ 1. keine innere Elastizität und 2. keine merkbare Kompressibilität haben und soll 3. den Kapillaritäts-(Oberflächenspannungs-)gesetzen unterworfen sein.

Daß dem Protoplasmaschlauch Elastizität mangelt, schloß schon NÄGELI (1855, S. 3) aus der Tatsache, daß derselbe bei Plasmolyse sehr zusammengedrückt wird und bei Deplasmolyse sich wieder ausdehnt. Sehr beweisend ist allerdings diese Tatsache nicht. Besser ist NÄGELIS Beobachtung, daß der sich zusammenziehende Schlauch bedeutende Formveränderungen erfahren kann und namentlich durch Adhäsion an der Wand zu langen Fäden ausgezogen wird. Solche Fäden, die auch häufig die einzelnen Tropfen eines zerfallenen Protoplastens verbinden und von außerordentlicher Dünnheit sein können, sind eine sehr häufige

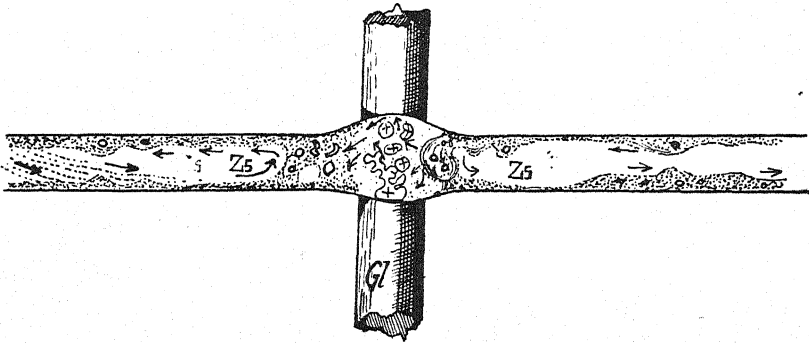


Fig. 110. *Nitella*-Internodium, zwischen dem Deckglas und einem Glasfaden (Gl) geklemmt. Zs = Zellsaft. Bei ⊕ ist Stockung eingetreten. Die Pfeile geben die Richtung der Cytoplasmabewegung an. Nach RHUMBLER.

Erscheinung bei Plasmolyse²⁾ und sie sind ja deutliche Zeichen einer klebrigen Beschaffenheit, wenigstens des Ektoplasmas. Die leichte Verschiebbarkeit der Teile, die für eine Flüssigkeit besonders charakteristisch ist, findet sich eklatant exemplifiziert in der Plasmaströmung. Auf diese kommen wir in einem späteren Kapitel zu sprechen (vgl. auch RHUMBLER 1914, S. 494). Beweisend ist betreffs der Rotationsströmung (bei *Vallisneria*-, *Helodea*-Blättern, *Chara*, *Nitella*, Pilzhyphen usw.), daß die ganze Cytoplasmamasse strömt und die Chromatophoren, Kerne usw. mitgerissen werden. Bei den Zirkulationsströmen in Haaren von *Tradescantia*, *Cucurbita*, Wurzelhaaren usw.) ist namentlich das Vorhandensein entgegengesetzt gerichteter Ströme in nahem Kontakt bemerkenswert. Für die leichte Verschiebbarkeit der Teile spricht auch die bisweilen zu beobachtende BROWNSche Molekularbewegung der Mikrosomen im Cytoplasma (ich fand solche in den Wurzelhaaren von Gurkenkeimlingen). Wie RHUMBLER gezeigt hat, wird die Strömung in *Chara* nicht merklich von einem der Zelle angesetzten mechanischen Druck (bis etwa 2,6 Atm.) beeinflusst, was ebenfalls den Kriterien auf eine Flüssigkeit entspricht (1914, S. 497; vgl. HÖRMANN 1898). RHUMBLER applizierte den Druck

¹⁾ Vgl. RHUMBLER, 1902, S. 285; O. LEHMANN 1904, S. 96, 106.

²⁾ Siehe u. a. PRINGSHEIM 1854; TOWNSEND 1897; CHODAT et BOUBIER 1898, HECHT 1912.

vermittels eines auf das Deckglas mit der Spitze ruhenden Metalldrahtes. In einem andern Versuch klemmte er die Zelle mittels eines Glasfadens querüber (Fig. 110). Die größeren Mikrosomen wurden allmählich bei der Klemmstelle festgehalten, der Strom ging aber in dem immer enger werdenden Engpaß mit unverminderter Geschwindigkeit fort.



Fig. 111. *Trinaea bogotensis*. Wurzelhaar mit Glycerin plasmolytisiert. Der Protoplast ist in Tropfen zerfallen. Vergr. 380. Nach BERTHOLD 1886.

Die Gültigkeit der Gesetze der Oberflächenspannung für das Cytoplasma wurde in eingehender Weise zuerst von BERTHOLD nachgewiesen¹⁾. Das erste Kapillaritätsgesetz besagt, daß jede freie Oberfläche, infolge der kontraktiven Spannung in derselben, möglichst klein zu werden strebt. Ein Tropfen nimmt, sich selbst überlassen, Kugelform an. Ähnliches wird bekanntlich an isolierten Plasmaballen (in plasmolysierten oder verwundeten Zellen [vgl. PFEFFER 1907, PROWAZEK 1910, S. 4] usw.) beobachtet. Der Protoplast einer zylindrischen Zelle zieht sich bei Plasmolyse zu einer Kugel zusammen oder zerfällt bei größerer Länge in kleinere Kügelchen (Fig. 111). Kugelige Auftreibungen treten auch an sich einziehenden oder elektrisch gereizten Pseudopodien der nackten Protisten auf (VERWORN 1915, S. 132). Auch die Plasmodesmen von *Volvox aureus* schwellen nach A. MEYER (1896, S. 201) beim Druck auf das Deckglas an mehreren Stellen spindelförmig an; endlich fallen sie in Tröpfchenreihen auseinander (Fig. 71, S. 130). — Es sei zu diesen Beobachtungen bemerkt, daß sie zwar ein Flüssigwerden des Cytoplasmas beweisen, jedoch natürlich unentschieden lassen, ob die intakten Pseudopodien oder Plasmodesmen fest oder festweich wären. Die runde Form von isolierten Vakuolen (Fig. 112) und Fetttropfen und die schaumähnliche Anordnung mehrerer aggregierter Safräume wäre nicht möglich ohne flüssige Konsistenz des Einschlußmediums (BÜTSCHLI 1892, S. 141).

Das zweite Kapillaritätsgesetz umfaßt die Ausbreitungserscheinungen. Zu diesen gehört erstens die allbekannte Tatsache, daß fette und ätherische Öle sich auf Wasser ausbreiten. Dies beruht darauf, daß das Öl eine geringere Oberflächenspannung als das Wasser hat. Betreffs des Protoplasmas wissen wir, daß es eine geringere Oberflächenspannung als Wasser besitzt. Schon da es ein Kolloid ist, müßte dies der Fall sein (QUINCKE 1888), und die direkten Versuche CZAPEKS (1911, 1913, S. 63) ergaben einen Wert der Oberflächenspannung von etwa 0,68 (die Spannung Wasser-Luft = 1). Bringt man nackte Plasmamassen (Furchungszellen, Amöben) in Berührung mit der Wasseroberfläche, so tritt Ausbreitung auf, sofern nicht die Plasmahaut eine zu feste Konsistenz hat (RHUMBLER 1914, S. 512ff., PROWAZEK 1910, S. 4).

¹⁾ BERTHOLD 1886, S. 85ff., hier auch ältere Literatur (NÄGELI, HOFMEISTER, SACHS u. a.). Weitere Literatur bei RHUMBLER 1914, S. 501.

Bei der Bildung von Pseudopodien kann man auch in vielen Fällen den „Randwinkelsatz“ bestätigt finden, welcher besagt, daß, wenn drei Flüssigkeiten in einer Linie zusammenstoßen, die Winkel, welche die respektiven Grenzflächen miteinander bilden, einen bestimmten von der Oberflächenspannung der betreffenden Flüssigkeiten bedingten Wert haben. Bei der Bildung eines Pseudopodiums stellen die drei Flüssigkeiten das Wasser, die Hauptmasse des Protoplasmas und das Pseudopodienplasma vor. Denn Pseudopodien entstehen überhaupt erst bei lokaler Veränderung (Verminderung) der Oberflächenspannung und das Pseudopodienplasma verhält sich also dem übrigen Plasma gegenüber wie eine Flüssigkeit mit geringerer Oberflächenspannung.

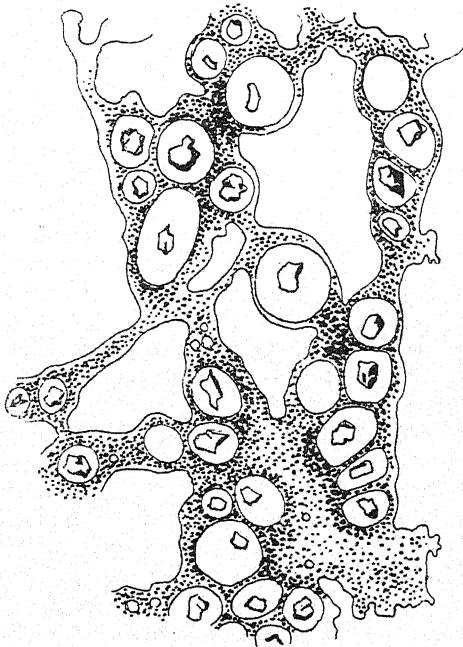


Fig. 112. Plasmodium von *Chondrioderma* mit künstlich hervorgerufenen Vakuolen um Asparaginkrystalle. Nach PFEFFER 1890.

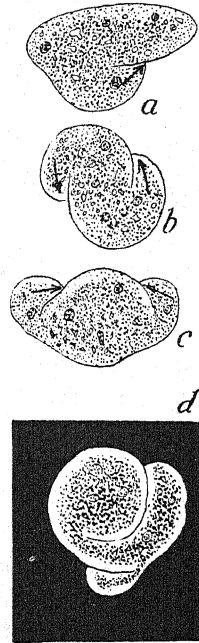


Fig. 113. Randwinkelbildung bei der eruptiven Pseudopodienbildung von *Pelomyxa penardi*. Die Pseudopodien fließen mit einem Randwinkel von etwa 70° über die Amöbenfläche hin. Der Randwinkel ist durch Pfeile gekennzeichnet. Das Exemplar in d liegt in einer Tuschesuspension. Nach RHUMBLER.

Die amöboiden Bewegungen stellen schon an sich Argumente für das Flüssigsein des Plasmas vor¹⁾, obwohl ein voller Beweis erst dann erbracht wird, wenn sich nachweisen läßt, daß die Randwinkel konstant sind. Diesen Beweis konnte RHUMBLER (1914, S. 507) für einige Fälle erbringen. Bei der Amöbe *Pelomyxa penardi* fließen die

¹⁾ BERTHOLD, 1886, S. 93, legt wohl diesem Argument eine zu entscheidende Bedeutung bei.

Pseudopodien konstant mit einem Randwinkel von etwa 70° über die Protoplasmafläche hin (Fig. 113). Sehr interessante Beispiele für den Randwinkelsatz bilden nach RHUMBLER die polythalamen Foraminiferen, bei denen die Randwinkel im Schalenbau dauernd erhalten bleiben.

Das dritte Kapillaritätsgesetz, das die Niveauveränderungen einer Flüssigkeit in Kapillarröhren betrifft, ist sehr schwierig betreffs des Plasmas zu bestätigen (RHUMBLER 1914, S. 514). — Die erwähnten Übereinstimmungen mögen aber genügen, um zu beweisen, daß das Protoplasma in vielen Fällen sich wie eine Flüssigkeit verhält.

Es gibt nun aber bemerkenswerte Ausnahmen von den Kapillaritätsgesetzen, die einen tieferen Einblick in das wechselvolle Verhalten des Cytoplasmas gestatten und die namentlich lehren, daß es nicht zulässig ist, es generell einer gewöhnlichen Flüssigkeit gleichzustellen.

2. Zähflüssige bis „feste“ Zustände des Cytoplasmas

Die abweichenden Fälle reihen sich hauptsächlich in drei Gruppen ein. — Erstens hat das Cytoplasma nicht selten eine zähe feste Oberflächenschicht, die namentlich bei gewissen Amöben als Ektoplasma eine nicht unbeträchtliche Mächtigkeit erreicht. Überhaupt scheint die Hautschicht eine zähere oder festere Konsistenz als das Innenplasma zu besitzen (vgl. unten Kap. 6). Dieses abweichende Verhalten des Oberflächenplasmas verhüllt natürlich das Verhalten des Innenplasmas, z. B. betreffs des Ausbreitungsbestrebens und der kugeligen Abrundung. Das Randwinkelgesetz bestätigt sich deshalb nur in besonderen Fällen und betreffs der Totalform des nackten Protoplasmas wissen wir, daß dieselbe häufig von der zu erwartenden Kugelgestalt (mit oder ohne amöboide Formveränderungen) abweicht. Ich brauche nur an Flagellaten, an Schwärmer, Gameten, Spermatozoiden usw. zu erinnern (vgl. S. 106).

Es läßt sich zumeist nicht ohne eingehende Untersuchung entscheiden, inwieweit die Sondergestalt nackter Zellen auf festerer Beschaffenheit der Oberfläche oder des ganzen Plasmas oder eines Gerüsts beruht. Bei den Flagellaten und gewissen Schwärmern kann man eine festere Oberfläche und einen flüssigen Inhalt vermuten¹⁾, während Gameten und namentlich Spermatozoiden wohl durch und durch mehr oder weniger starr sind.

Diese letzteren Protoplasten wären somit zu einer zweiten Gruppe von Fällen zu zählen, die den Flüssigkeitsgesetzen nicht folgen oder wo dieselben eingeschränkte Gültigkeit haben. Daß bei Schaumstruktur trotz des Flüssigseins der Komponenten die periphere Oberflächenspannung häufig nicht hinreichend stark ist, um die innere Schaumspannung zu bewältigen, wurde schon S. 251 erwähnt. Dank einer Spumoid-(Waben-) Struktur könnte also ein nackter Protoplast nichtrunde Formen erhalten; die innere Reibung würde den äußeren Kräften gegenüber einen beträchtlichen Widerstand entgegensetzen. Allerdings bleibt es fraglich, ob auf die Dauer von der Kugelform erheblich abweichende Gestalten bei einem Spumoidbau mit flüssigen Komponenten erhalten werden könnten, denn die innere Beweglichkeit ist nur gehemmt, nicht aufgehoben²⁾.

¹⁾ Über die mögliche Bedeutung einer sogen. Haptogenmembran als form-erhaltender Faktor siehe auch KÜSTER 1910.

²⁾ Vgl. die ausführlichen Darlegungen RHUMBLERS 1914, S. 547.

Aus der bei Untersuchung des Aggregatzustandes häufig hervortretenden Trägheit des Plasmas darf man indessen nicht ohne weiteres auf eine mikroskopische Schaumstruktur schließen, denn das gleiche könnte ja mit überhaupt großer innerer Reibung, wie sie ja allgemein den Kolloiden eigen ist, erzielt werden. Ob dann die Zähheit auf ultramikroskopischer Schaumstruktur beruhe, ist ja ein Problem für sich. Man darf sich deshalb etwas zurückhaltend gegen die enthusiastischen Spumoiderklärungen RHUMBLERS verhalten, wie anregend und lehrreich sie auch sind. Zurückhaltung ist auch geboten, weil eine Schaumorganisation keine notwendige Vorbedingung der Kompliziertheit des chemischen Getriebes ist (vgl. S. 257).

Die Beherrschung der inneren Reibung stellt überhaupt den Schlüssel vor zu den morphotischen Fähigkeiten des Cytoplasmas. Es ist ja bekannt, daß das Cytoplasma selbsttätig seine Konsistenz innerhalb weiter Grenzen zu verändern vermag.

Lehrreiche Beispiele bieten die Amöben und Plasmodien dar, wo im Zusammenhang mit der Bildung und dem Einziehen der Pseudopodien eine unaufhörliche Umwandlung von weicherem Endoplasma in starrereres Ektoplasma und umgekehrt stattfindet. Bei den zahlreichen Schwärmern und Gameten der Algen, von denen man weiß, daß sie nach dem Ende der Schwärmzeit sich niederlassen und nunmehr auf dem Substrat amöboid umherzukriechen beginnen, muß selbstverständlich ein Erweichen der Oberfläche eingetreten sein. Gleiches gilt von Spermatozoidenkern, der auch, wenn er korkzieherartig gewunden ist, nach dem Eindringen in die Eizelle sich unter Volumenzunahme abrundet. Eine Konsistenzänderung des Gesamtprotoplasmas findet bekanntlich in eintrocknenden, bezw. keimenden Samen statt. Bei den Pflanzen sind die Fälle besonders hervortretender Konsistenzänderungen des Cytoplasmas aus leicht ersichtlichen Gründen (= Vorhandensein eines peripheren Skeletts) nicht so zahlreich wie bei den Tieren, die herangezogenen Beispiele mögen aber genügen, um zu zeigen, daß auch dem pflanzlichen Cytoplasma die Fähigkeit zweckmäßiger Abstufung der inneren Reibung nicht abgeht¹⁾.

Bei Plasmolyse gewisser langgestreckter Zellen findet kein tropfiger Zerfall statt. So fand BERTHOLD (1886, S. 89) bei *Vaucheria*, daß das Plasma hier offenbar zu wenig flüssig ist, um bei Plasmolyse dem Kapillaritätsgesetz zu gehorchen.

Es gibt unter den eben erwähnten Beispielen auch solche, die eine örtlich verschiedene Konsistenz des Cytoplasmas veranschaulichen. Wir sind hiermit in der dritten Gruppe angelangt. Allgemein kann man von einem heteromorphen Verhalten des Cytoplasmas sprechen.

Sehr häufig dürfte die Hautschicht, bezw. das Ektoplasma (Hyaloplasma) eine zähere Konsistenz haben als das Endoplasma, obwohl die Differenz niemals so deutlich hervortritt wie bei den Amöben (und Myxomyceten), unter denen es ja solche mit fast festem Ektoplasma gibt. Die Heteromorphie wird selbstverständlich unterstützt durch geringe innere Beweglichkeit und man kann sich vorstellen, daß bedeutende Zähigkeit des Plasmas in Verbindung mit heteromorpher Verteilung des chemischen Materials die Sondergestalten vieler nackter Zellen bedingen.

¹⁾ Über die Konsistenz des pflanzlichen Protoplasmas vgl. PFEFFER 1890, S. 256 ff.

Daß die im Cytoplasma emulgierten Tröpfchen, Fäden usw. eine andere Konsistenz als die Grundmasse haben, ist, wie vorher erwähnt, höchst wahrscheinlich.

Zusammenfassend können wir auf den Aggregatzustand des Protoplasmas den schon von BRÜCKE (1861) getanen Ausspruch anwenden, daß der Zellinhalt „einen komplizierten Aufbau aus festen und flüssigen Teilen“ besitzt; im ganzen nähert sich der Zustand des Cytoplasmas, bzw. seiner Grundmasse viel mehr dem flüssigen¹⁾ und überhaupt können wir sagen, daß das Leben des Protoplasmas darauf hinausgeht, unter möglichster Bewahrung des flüssigen Charakters möglichst großen Formenreichtum und mechanische Stabilität zu entfalten. Die Mittel und Wege, auf welchen diese Aufgaben gelöst werden, sind sehr mannigfaltig, aber sie gruppieren sich um drei Haupttypen: 1. Fähigkeit des Totalcytoplasmas, erreicht a) durch mikroskopische Wabenstruktur oder b) durch große innere Reibung in der Grundmasse; 2. a) Festeres Ektoplasma, b) Zellhaut; 3. Gerüste im Zellinneren. Beim pflanzlichen Protoplasma scheinen hauptsächlich die Typen 1b und 2b Verbreitung zu haben.

3. Pathologische Änderungen von Form, Struktur und Aggregatzustand des Cytoplasmas

Wie das Cytoplasma schon im normalen Leben seine Morphologie und Struktur und seinen Aggregatzustand zu verändern vermag (vgl. unten Anm. 1, S. 263), um bestimmte Leistungen zu vollbringen, so können dergleichen Veränderungen selbstverständlich auch unter extremen („abnormen“) Bedingungen eintreten und es überrascht auch nicht, daß der sehr komplizierte und feine Zellmechanismus mit dem Tode ein höchst verändertes Aussehen bekommt. Die abnormen Veränderungen der Morphologie und der physikalischen Eigenschaften des Cytoplasmas sind, wenn sie ein bestimmtes Maß nicht überschreiten, Beispiele für seine allgemeine große Reizbarkeit und Reaktionsfähigkeit.

Die unter dem Begriff Nekrobiose zu führenden Erscheinungen betreffen mehr die reine Desorganisation und haben Interesse, weil sie uns gewisse Haltpunkte liefern, um zu sehen, ob ein Protoplast lebensfrisch oder absterbend ist; außerdem sind die nekrobiotischen Erscheinungen wertvoll als Vergleichsmaterial zwecks Beurteilung der normalen Zellorganisation.

1. Veränderung der Form und Struktur des lebenden Cytoplasmas unter abnormen Bedingungen. a) Hohe und

¹⁾ Von dem Grad der Zähflüssigkeit kann man indirekt durch Beobachten der Molekularbewegung kleiner Mikrosomen eine Vorstellung bekommen (vgl. auch WEBER 1918, S. 12). Zumeist findet eine solche Bewegung auch im Cytoplasma statt (s. CZAPEK 1913, S. 30, 52, 820), scheint aber vielfach mehr oder weniger gehemmt zu sein (VELTEN 1893, S. 120, PFEFFER 1904, S. 314). Die Ultramikronen des Endoplasmas zeigen im Leben immer lebhaftere Bewegungen (CZAPEK 1913, GAIDUKOV 1906, 1910), die nach dem Tode wegen der Gerinnung aufhören. — Neuerdings hat man den Versuch gemacht, die Viskosität des Cytoplasmas durch Messung der Fallgeschwindigkeit intrazellulärer Körper, wie der Stärkekörner, zu bestimmen. HEILBRONN, 1912, 1914, fand dabei, daß das Plasma in den Stärkescheidezellen von *Vicia faba* eine 23 mal größere Viskosität als reines Wasser hatte. Interessant sind auch die Befunde HEILBRONN's und WEBER's (1916, 1917; vgl. ZOLLIKOFER 1917) über die Änderungen der Cytoplasma-viskosität bei Wundreiz, Schwerkraftreizung, Temperaturänderungen usw.

niedere Temperatur. Bei schneller Erwärmung auf 40° und darüber treten nach SCHULZE merkwürdige Formveränderungen im Plasma der *Urtica*-Haare und andern Zellen auf¹⁾. Die glatte Kontur, die das wandständige Protoplasma normalerweise gegen den Zellsaft besitzt, verändert sich durch Hervortreibung von kugeligen, keulenförmigen und fadenartigen Fortsätzen, deren feinste Auszweigungen oft eine schlängelnde und wie tastende Bewegung zeigen (s. auch KLEMM 1895, S. 635). Bei der Abkühlung verschwinden sie allmählich wieder. SACHS (1864) fand in den *Cucurbita*-Haaren, die zehn Minuten in Luft von 40 — $50,5^{\circ}$ verweilt hatten, eine Kontraktion des Plasmas in große wandständige Klumpen. In manchen Zellen bildete sich eine schaumige Masse mit zahlreichen Vakuolen. Nach vier Stunden waren diese Veränderungen rückgängig gemacht. HOFMEISTER (1867, S. 57) erzählt, daß sich bei plötzlicher Erwärmung (bis Eintritt von Wärmestarre) eine Vereinfachung des Cytoplasmanetzwerkes zeigt, das bei Rückkehr in normale Temperatur (nach 3—30 Min.) nach bedeutender Formumwandlung wieder einen komplizierten Bau erhält.

Nach KLEMM, der zu seinen Versuchen den heizbaren Objektisch nach PFEFFER benutzte, beruht die Wirkung einer supraoptimalen Temperatur wesentlich darauf, wie schnell die Steigerung erfolgt. Bei allmählicher Erwärmung findet eine Gewöhnung statt, so daß höhere Temperaturen als sonst ertragen werden. Die sichtbaren Veränderungen im Plasma sind auch hierbei außerordentlich gering.

Bei schnellerer Temperaturerhöhung, namentlich wenn diese bald von einer Abkühlung gefolgt wird, treten dagegen als eine Art Schreckwirkung die oben erwähnten Umlagerungen ein²⁾. Neuerdings konnte ÅKERMAN (1915, S. 42) für eine Reihe von Objekten die Ergebnisse der erwähnten Forscher bestätigen. Er untersuchte *Tradescantia virginica* (Blattepidermis und Staubfadenhaare), *Ranunculus ficaria* und *R. Lingua* (Blattepidermis), *Momordica elaterium* (Haare) und *Trianca bogotensis* (Wurzelhaare). Vgl. Fig. 114, 115, S. 266.

Die Wirkung des plötzlichen Temperaturwechsels ist eine typische Reizerscheinung, die wohl mit dem „motor reflex“ der thermotaktischen Organismen verglichen werden kann, obwohl der Ökologismus der Bewegungen verschieden sein dürfte. Bei plötzlicher Erhöhung von Zimmertemperatur auf 42 — 45° tritt Stockung der Plasmabewegung, dann bald ein Erregungszustand ein, der sich in lebhaften aber unregelmäßigen Bewegungen äußert (KLEMM 1895, S. 640). Die Beeinflussung der Plasmabewegung (von der die Konfiguration des Plasmanetzes auch abhängt) wird uns im letzten Kapitel beschäftigen. Bei Erwärmung auf einen dem Temperaturmaximum naheliegenden Grad zeigt sich in den *Momordica*-Zellen Verlangsamung der Strömung und oft zitternde Bewegung der Plasmastränge (KLEMM 1895, S. 637). Dann tritt ohne jedwede auffallende Formveränderungen Wärmestarre ein.

Die Wärmestarre tritt immer nahe am Lebensmaximum (etwas über 50°) ein, wie SACHS und KLEMM angeben. Ob die Wärmestarre, die durch das Aufhören der Strömung gekennzeichnet ist, auch mit auf-

¹⁾ M. SCHULZE 1863, S. 48. S. auch KÜHNE 1864, S. 102f.

²⁾ Schon KÜHNE 1864, S. 102, sieht im Temperaturwechsel in kurzen Zeitabschnitten den eigentlichen Reiz.

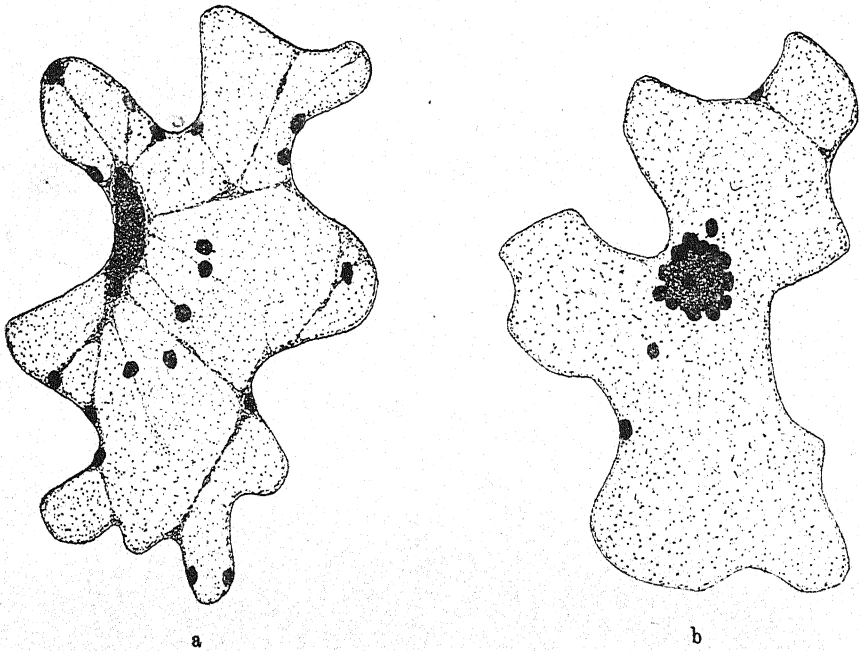


Fig. 114. Epidermiszellen von ein und demselben Blatt von *Ranunculus ficaria*. a bei 18°, b bei 0°. Vergr. 880. Fixierung Osmium-Alkohol. Nach Ä. ÅKERMÄN 1915.

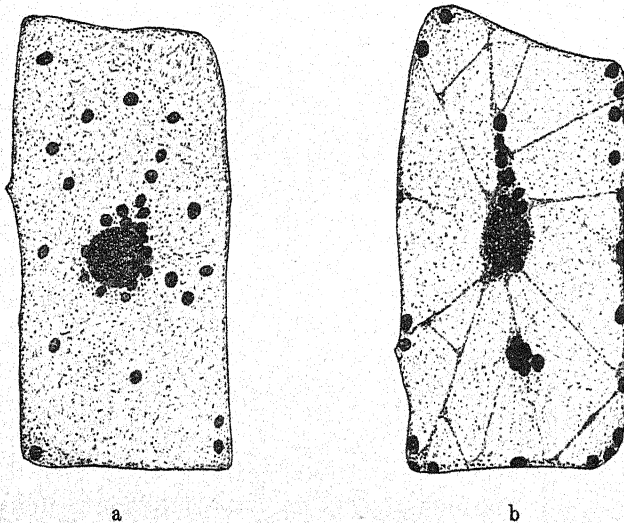


Fig. 115. Epidermiszellen der Stengel von *Tradescantia virginica*. a nach plötzlicher Temperatursenkung bis -2° ; b bei 20° . Fixierung Osmium-Alkohol. Vergr. 635. Nach Ä. ÅKERMÄN.

fallender Veränderung des Aggregatzustandes verbunden ist, scheint nicht bekannt zu sein. Jedenfalls koaguliert das Plasma bald bei noch weiter getriebener Temperaturerhöhung, es gerinnt granulös (KLEMM 1895, S. 632). Bemerkenswert ist, daß der osmotische Druck bei kontinuierlich gesteigerter Temperatur bis zum Eintritt des Todes nicht verschwindet.

Die bei extrem niedriger Temperatur eintretenden Veränderungen ähneln im Prinzip den oben geschilderten¹⁾ Beobachtungen; sie wurden von KÜHNE, SACHS, HOFMEISTER, NÄGELI, KLEMM, STÜBEL (1908) u. a. gemacht. KÜHNE (1864, S. 101) setzte in einem dünnen Platintiegel Staubfadenhaare von *Tradescantia* einer Temperatur von -14° aus. Nach fünf Minuten wieder unter das Mikroskop gebracht, zeigten die Objekte sehr große Änderungen. Vom normalen Plasmanetz war keine Spur zu sehen, sondern der violette Binnenraum enthielt eine große Zahl gesonderter Tropfen und Klümpchen, die bald in sehr lebhafte Bewegung gerieten, bis nach etwa zehn Minuten der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt war²⁾.

Nach KLEMM (1895, S. 641ff.) soll es auch hier von Wichtigkeit sein, daß der Temperatursprung plötzlich erfolgt. Nach ÅKERMAN (1915) soll in gewissen Objekten auch ein plötzlicher Temperatursprung zumeist nur ein Einziehen der Plasmastränge zur Folge haben. Bei allmählicher Abkühlung sind die Veränderungen des Plasmanetzes sehr unbedeutend. ÅKERMAN (1915, S. 34), der hierüber eingehende Untersuchungen anstellte, fand dagegen allgemein ein Einziehen der Plasmastränge bei Temperaturerniedrigung. Nach diesem Forscher sollen KLEMMs negative Ergebnisse auf zu früh eintretender Totenstarre beruhen.

Unterhalb einer gewissen Temperatur tritt Kältestarre ein.

Kontraktion der Plasmafäden wurde von KÜHNE (1864, S. 87) auch an Plasmodien der Myxomyceten beobachtet, die er in recht hohe Temperatur ($30-39^{\circ}$) brachte. Die Pseudopodien wurden eingezogen zu einer Masse mit vielen unregelmäßigen Hervorragungen.

Auch bei dauernder Einwirkung verschiedener Temperaturen wird die Struktur des Cytoplasmas in charakteristischer Weise beeinflusst. Hohe Temperaturen fördern das Auftreten von Strahlungen (HOTTES: s. STRASBURGER 1900, S. 127, 130, 154; SCHRAMMEN 1902), während bei niedriger Temperatur Fällungen in Form stark färbbarer Körnchen beobachtet werden (extranucleäre Nucleolen vgl. unten). Nach HARTMANN (1919, S. 228) treten solche Körner auch bei extrem hoher Temperatur auf. MATRUCHET und MOLLIART (1902) fanden in der Kälte eine überhandnehmende Vakuolisierung. Auch bei hoher Temperatur tritt Vakuolisierung und hiermit auch Abnahme der Cytoplasmamenge in Meristemzellen ein (SCHRAMMEN 1902, GEORGEVITSCH 1910, O. HARTMANN 1919). Dieser Vorgang kann z. T. rückgängig gemacht werden bei Senkung der Temperatur. Da die erwähnten Forscher fixiertes Material benutzten, bleibt vorläufig unbekannt, inwieweit die

¹⁾ Vgl. SACHS 1865, S. 67; HOFMEISTER 1867, S. 53ff.; PFEFFER 1904, S. 763ff.

²⁾ Vgl. auch HOFMEISTER 1867, S. 54. Die einzelnen Tropfen können durch dünne Fäden zusammenhängen.

Vakuolisierung mit Vermehrung bzw. Einziehen von Plasmasträngen zusammenhängt¹⁾.

Die Reizwirkung von Temperatursprüngen dürfte in den heterogenen Geschwindigkeitsveränderungen in den chemischen Systemen ihren Grund haben (vgl. S. 210). Das Ausbleiben einer physiologischen Reaktion bei allmählichen Temperaturänderungen, sowie die „Gewöhnung“ lehrt, daß Regulationen vorkommen. Das Vorhandensein eines Regulationsvermögens für Temperaturschwankungen, das durch die erwähnten Beobachtungen erwiesen ist, konnte man ja schon a priori erwarten (vgl. S. 210). Die tumultuösen „Schreckbewegungen“ eines thermisch gereizten Cytoplasmas haben höchstwahrscheinlich keinen Zweck an sich (das eingesperrte Plasma kann ja nicht wie eine Amöbe von der Stelle laufen), sondern sind in eine Reihe mit Vergiftungserscheinungen zu stellen. Die durch den Temperatursprung eintretende Verschiebung in den chemischen Systemen bringt natürlich eine stoffliche Änderung des Plasmas mit sich, die erst allmählich wieder ausgeglichen werden kann.

b) Licht kann nach PRINGSHEIM (1871), wenn es zu intensiv wird, ein Durchreißen der Plasmastränge, Klumpenbildung usw. verursachen (in *Spirogyra*-Zellen). Nach KLEMM (1895), der diese Beobachtungen bestätigen konnte, handelt es sich aber hier nur um allgemeine Todeserscheinungen. Die spezifische Lichtwirkung, die sich nur schwierig von sekundären Erscheinungen trennen läßt, ist nach diesem Forscher jedenfalls unansehnlicher als die Temperaturwirkung (vgl. auch ÅKERMAN 1915, S. 43 f.). Plasmodien und Amöben zeigen bei plötzlicher überoptimaler Lichtreizung Schreckwirkung: Einziehung der Pseudopodien usw. (siehe PFEFFER 1904, S. 770). Über Pilzplasma vgl. SCHRÖTER (1905), Fig. 116. — Nach KÖRNICKE (1905) bringen Röntgen- und Radiumstrahlen bei mäßiger Zeitdauer eine Vermehrung der fädigen Strukturen (Strahlen) hervor.

c) Elektrizität. Hierüber liegen namentlich in der älteren Literatur eine große Menge Angaben vor (siehe KLEMM 1895, S. 648, PFEFFER 1904, S. 816)²⁾. Im allgemeinen wirkt erst ein Strom von großer elektromotorischer Kraft umgestaltend auf das Protoplasma ein.

Erforderlich sind nach JÜRGENSEN wenigstens 2—4 Elemente ohne Widerstand. Je stärker der Strom ist, um so kürzere Zeit braucht er zu wirken. Bemerkenswert ist der Befund JÜRGENSENS, daß der Widerstand in der Querrichtung des Blattes größer ist als in der Längsrichtung. Versuche über die Einwirkung konstanter Ströme wurden schon von BECQUEREL (siehe SACHS 1865, S. 76) mit *Chara* gemacht. Wertvoller sind die Beobachtungen von JÜRGENSEN (1861) auf die Zellen des *Vallisneria*-Blattes. Der Strom hemmt die Cytoplasmabewegung, bemerkenswerte Deformationen kommen aber nicht vor. Die maximale Stromquantität, bei der der Tod eintritt, liegt nicht weit von dem Minimum der Einwirkung, das Gebiet, innerhalb dessen Reizung ohne Tötung eintritt, ist mit andern Worten ziemlich eng (KLEMM 1895,

¹⁾ Theoretische Vorstellungen über die Vakuolenbildung sind bei SCHWARZ 1887; PANTANELLI 1901; HARTMANN 1919 u. a. entwickelt.

²⁾ Über die Methodik der Anwendung von Induktionsschlägen oder kontinuierlichen Strömen siehe u. a. NÄGELI und SCHWENDENER 1877, S. 462; PFEFFER 1904, S. 823; VERWORN 1915, S. 498ff.

S. 648). Wird das Plasma getötet, so fällt es in Klumpen und Schollen auseinander und der körnige Inhalt wird vorwiegend an der dem positiven Pol zugewandten Seite der Zelle angesammelt (KÜHNE 1864, S. 99).

Etwas auffallendere Konfigurationsänderungen beobachteten BRÜCKE (1862), SCHULTZE (1863, S. 44) und KÜHNE (1864, S. 96) in *Urtica*- und *Tradescantia*-Haaren. Nach BRÜCKE sendet das wandständige Cytoplasma als erstes Zeichen der Einwirkung des Stromes eine Anzahl Fäden in den Zellsaft aus. Zuweilen sah er sie wie Raketen hervorschießen, sobald der Strom geschlossen wurde. Am Ende sind die Fäden angeschwollen und zeigen zitternde, schlängelnde Bewegungen. Wird

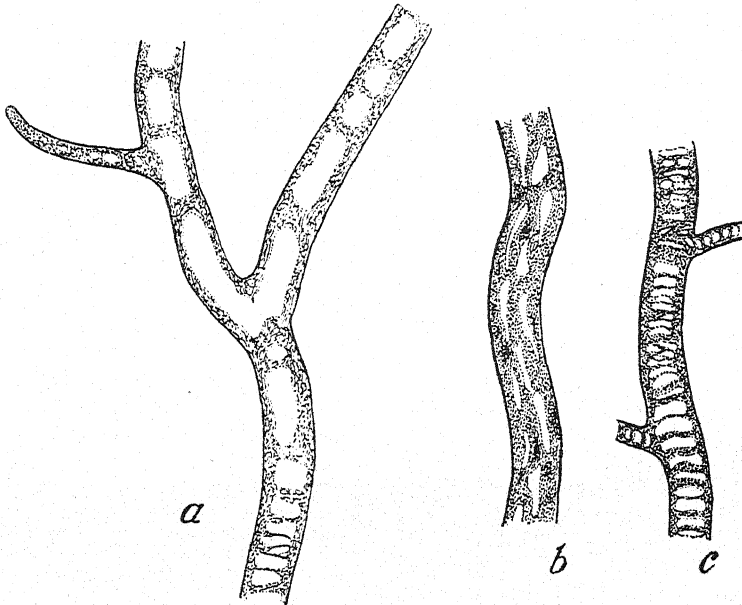


Fig. 116. *Mucor stolonifer*. Durch starkes einseitiges Licht verändertes Cytoplasma. Plattenförmige Anordnung der Vakuolen. Nach SCHRÖTER 1905.

das Cytoplasma in diesem Zustand der elektrischen Wirkung entzogen, so kehrt es in seinen früheren Zustand zurück. Nach MAX SCHULTZE (1863) treten die hier beschriebenen Veränderungen nahe derjenigen Stromstärke auf, die Tötung bewirkt. KÜHNE (1864) faßt sie als schon nekrobiotische Erscheinungen auf. Über die von KÜHNE beobachteten analogen Konfigurationsänderungen an elektrisch gereizten Plasmodien wird in einem späteren Kapitel berichtet.

Eine bedeutend energischere Wirkung als der konstante Strom haben Induktionsschläge. Schon das schnelle Öffnen und Schließen eines konstanten Stromes von gewisser Spannung bewirkt Veränderungen. Für gewöhnlich benutzt man jedoch den Induktionsapparat. Auch hierbei treten die Veränderungen erst sehr nahe der maximalen Grenze auf. Sie bestehen nach KÜHNE (1864, S. 95) in der Bildung von Knoten und Konkretionen in dem erst unregelmäßige, zuckende Bewegungen ausführenden, dann bewegungslos werdenden Plasma, die besonders deutlich an den frei durch den Zellsaft gespannten Fäden hervortreten. Bei

Verwendung sehr spitzer Elektroden kann die Wirkung auf einen Teil einer Zelle beschränkt werden, wie aus der bekannten Figur 117 von KÜHNE hervorgeht. Diese nach minimalen Reizen eintretenden Deformationen gehen wieder zurück.

Bei maximaler Reizung zerplatzen die durch den Reiz entstandenen Kugeln, Klumpen und wulstigen Erhebungen (KÜHNE 1864, S. 96, VELTEN 1893, S. 122). KLEMM (1895, S. 651) beobachtete das Auftreten von Varikositäten in den Plasmaballen. Es wird ein lokales Hervorwölben des Plasmas an einer beschränkten Anzahl Stellen beobachtet, veranlaßt durch rasches Anschwellen einiger der in größerer Anzahl sich bildenden Vakuolen. Die Blasen lösen sich von dem absterbenden Wandplasma los und leben noch eine Zeitlang fort. „Das noch lebensfähige Plasma kriecht gleichsam aus dem absterbenden aus.“

Die Veränderungen können auch so verlaufen, daß das gesamte Plasma aufquillt, wobei entweder die innere Hautschicht platzt oder die äußere sich von der Wand ablöst (KLEMM 1895, S. 652). Der Protoplast kann in den Zellraum hineinfallen, oder hängt mit einigen Punkten noch an den Wänden haftend wie eine Hängematte oder wie ein zum Teil zerstörtes Spinnengewebe in der Zellflüssigkeit (KÜHNE 1864, S. 94).

Bei den Brennhaaren von *Urtica* kann man beobachten, daß die außerordentlich starke Quellung des Wandcytoplasmas auf Vakuolisierung beruht: Das Cytoplasma wird vollständig schaumig (Fig. 118). Auch im Plasma von *Vaucheria*, *Derbesia* und *Bryopsis* konnte KLEMM (1895, S. 654) eine solche Vakuolisierung als Folge von induktionselektrischer Reizung beobachten. Unten wird gezeigt, daß auch gewisse chemische Reize Vakuolisierung hervorrufen.

Sehr starke elektrische Schläge töten das bei der Durchschlagstelle liegende Plasma unmittelbar unter schwacher Kontraktion ab, wobei radiaalfaserige, geschichtete kugelige Gebilde und faserige Massen ausgestoßen werden. Es handelt sich hier um gewöhnliche Destruktionserscheinungen, die z. B. auch an verwundeten Zellen der Siphoneen auftreten (KLEMM a. a. O.).

Die durch Induktionsschläge hervorgerufenen Veränderungen im Cytoplasma unterscheiden sich, wie wir gesehen haben, beträchtlich von den durch Temperatur hervorgerufenen. Sie dürften sich aus der mechanischen Reizung (Erschütterung) und einer durch die elektrolitische Wirkung des Stromes bewirkten chemischen Reizung zusammensetzen, wobei selbstverständlich die letztere Art der Reizung mit der Stromstärke und -dauer wächst. Endlich treten wohl Desorganisationserscheinungen hinzu, die bei jeder Nekrobiose sich einstellen.

KLEMM (1895, S. 656) hat endlich gezeigt, daß die hier besprochenen Veränderungen auch im chloroformierten oder durch Sauerstoffentzug bewegungslos gemachten Cytoplasma eintreten.

d) Mechanische Eingriffe. Eine gewisse Ähnlichkeit mit der Wirkung von Induktionsschlägen hat mechanische Erschütterung. An Myxomyceten und Rhizopoden werden Pseudopodien eingezogen oder zeigen lokale Kontraktionen (siehe VERWORN 1915, S. 463 ff.). Es handelt sich also auch hier um eine deutliche Reizwirkung. Interessant sind die Befunde DEGENS (1905), daß bei mechanischem Druck Wabenstruktur entsteht. Auch LEPESCHKIN (1911) fand Strukturänderungen nach Druckwirkung.

Die mechanische Erschütterung bewirkt offenbar eine gewisse Verrückung der physikalischen Organisation, die ihrerseits wohl auf die chemischen Gleichgewichte einwirkt und so endlich die physiologische Reaktion auslöst. Man darf auch aus den erwähnten Beobachtungen DEGENS und LEPESCHKINS auf eine recht große Labilität der plasmatischen Organisation schließen, die namentlich plötzliche mechanische Eingriffe nicht aushält, dagegen sich aber sehr wohl mit langsamen höchst weitgehenden Umwälzungen im Cytoplasmaleib verträgt.

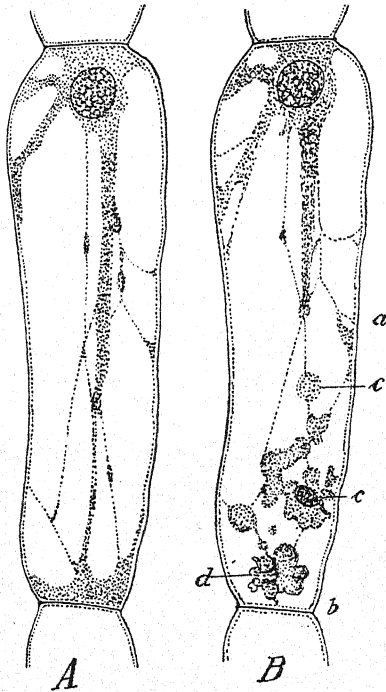


Fig. 117. Haarzelle von *Tradescantia*. A in normalem Zustand. B nach induktionselektrischer Reizung in der unteren Hälfte. Nach KÜHNE 1864.

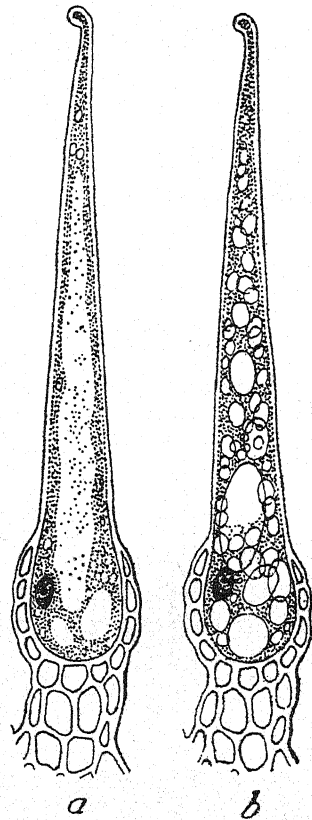


Fig. 118. Brennhaar von *Urtica*, elektrisiert. a Beginn der Vakuolenbildung. b späterer Zustand der weiterfortgeschrittenen Vakuolisierung, aber noch der Reorganisation fähig. Nach KLEMM 1895.

Die geringe Wirkung allmählich oder „sanft“ einsetzender mechanischer Eingriffe (Zentrifugieren, Vakuolisierung usw. siehe unten) braucht nicht zu beweisen, daß das „eigentliche Cytoplasma“ durchaus „physiologisch homogen“ sei, wie ARTHUR MEYER (1890, S. 421 ff.) meint, denn ebenso wie bei der allmählichen Wärmewirkung könnten bei der sanften mechanischen Wirkung Regulationen einsetzen, die das Gleichgewicht erhalten, während dieses bei plötzlichen Eingriffen eine Störung erfährt; die in „Schreckreaktion“ resultiert. Wir haben keinen Anlaß, an der Anwesenheit einer komplizierten submikroskopischen Organisation des

Cytoplasmas zu zweifeln. Jedoch machen wohl auch nicht die Befunde über mechanische Reizung die Annahme einer festen Organisation nötig, denn auch in einem durchaus flüssigen, mehrphasigen System müßten Eingriffe, die eine Verschiebung der gegenseitigen Lage der Phasen mit sich bringen, Verschiebungen in den chemisch-dynamischen Gleichgewichten herbeiführen. Sehr enge Wechselbeziehungen zwischen der chemischen und der physikalischen Organisation muß man übrigens annehmen, um die Bewegungen des Cytoplasmas und seiner Organe zu begreifen.

Bei den durch Zentrifugalkraft in behäuteten Zellen hervorgerufenen Veränderungen handelt es sich wohl größtenteils um rein

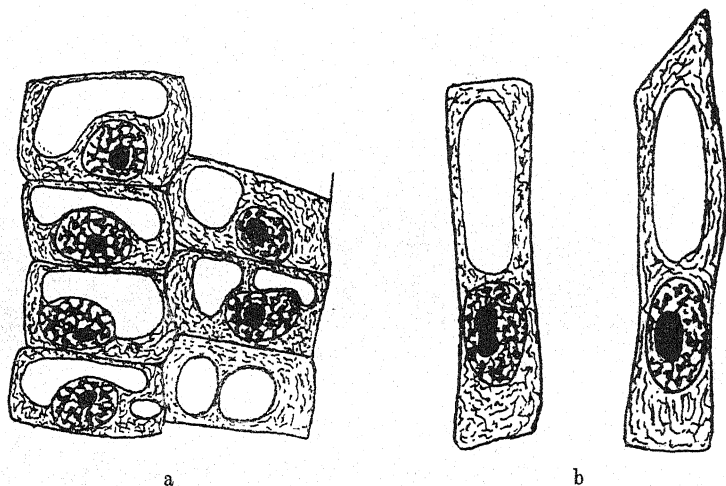


Fig. 119. Zellen aus einer Nebenwurzel von *Vicia faba* nach 2stündiger Zentrifugierung mit 125 g. FLEMMING-Fixierung. Cytoplasma und Kerne an den unteren Zellwänden verlagert (in den plasmaerfüllten Zellen des Urmeristems ist dagegen keine Verlagerung sichtbar). a aus dem Periblem. b aus dem Pterom. Vergr. 1000. Original.

passive, durch Verschiedenheiten des spezifischen Gewichts der Inhaltsbestandteile bedingte Umlagerungen.

Literatur bei PFEFFER 1904, S. 788; A. MEYER 1920, S. 421 ff. Ist das Cytoplasma als grober Schaum vorhanden, wie bei *Cladophora* oder in den *Phaseolus*-Kotyledonen, so widersteht es den stärksten Fliehkräften (siehe S. 252) und es verträgt anscheinend ohne weiteres das Hindurchpassieren von Chromatophoren, Kern usw. durch die Cytoplasmalamellen. Bei Zellen mit Wandplasma und zentralen Vakuolen oder mit viel Plasma und wenig Zellsaft pflegt sich das gesamte Cytoplasma mitsamt den übrigen Organen in das zentrifugale Zellende zu begeben (Fig. 119). Wahrscheinlich bleibt jedoch immer ein sehr dünner Wandbelag (Hautschicht) in dem zentripetalen Ende erhalten. Zu solchen Versuchen geeignet sind Wurzeln (NĚMEC 1902, 1910, S. 139; LUNDEGÅRDH 1911, S. 110), ferner *Spirogyra*-Zellen (E. W. SCHMIDT 1914). Sogar bei Schleudern mit 6615 g während 15 Minuten blieben alle Zellwände mit einem etwa $0,5 \mu$ dicken Plasmabelag überzogen, in dem sich bis 5μ

dicke Klumpen befanden (SCHMIDT 1914, A. MEYER 1920, S. 430), Fig. 120. Nach dem Aufhören der Kraft kehren die Inhaltsbestandteile allmählich in ihre normale Lage zurück (Fig. 121). Eine Beschädigung ist also nicht eingetreten. Zentrifugierte Erbsenkeimlinge brauchen nach A. MEYER (1920, S. 426) auch nicht ernst beschädigt zu werden. In einem Versuch wurden neun Erbsenkeimlinge während 45 Minuten mit einer Kraft von 11539 g zentrifugiert. Fünf von denselben entwickelten sich nachher zu normalen Pflanzen.

Daß also bedeutende mechanische Umwälzungen im Zelleib ohne dauernde Störungen überstanden werden, ist somit gezeigt. Auch sind die Befunde ein Beweis dafür, daß dem Cytoplasma keine inhärente größere Struktur zukommen kann. Dagegen

scheinen sie mir, wie oben gesagt, keine Argumente für die von A. MEYER behauptete „physiologische Homogenität“ des Cytoplasmas zu sein. Störungen im normalen Betrieb der Zellen kommen faktisch vor. A. MEYER (1920, Seite 430) erzählt selbst, daß Plasmaströmungen und Vakuolenbewegung lebhafter als in der intakten Zelle vor sich gehen. Mit verfeinerten Methoden würde man wohl auch verschiedene Änderungen in der Stoffwechselstätigkeit nachweisen können. In den Wurzelspitzen von *Vicia faba* ändert sich nach meinen Untersuchungen (1911,

S. 110) die Permeabilität für Wasser, nachdem die Wurzeln der Wirkung der Zentrifugalkraft ausgesetzt waren.

Stoffwechselstörungen werden also durch abnorme Verlagerung des Zellinhaltes verursacht, doch bleibt vorläufig unbekannt, ob die Verlagerung der Organe oder die Verschiebung der cytoplasmatischen Strukturen Schuld an den beobachteten Reaktionen sind.

Unter den durch mechanische Einwirkung verursachten Veränderungen im Cytoplasma seien zuletzt die interessanten Befunde DEGENS (1905; PROWAZEK 1910) erwähnt. Er erzielte im Infusorium *Glaucoma colpidium* Wabenstruktur durch leichten Druck auf das Deckglas. Wahrscheinlich handelt es sich hier um einen Entmischungsprozeß, der übrigens reversibel ist.

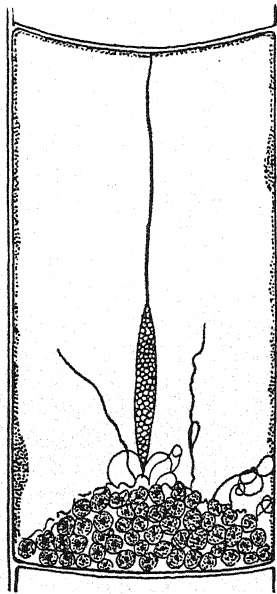


Fig. 120. *Spirogyra*-Zelle nach $\frac{1}{4}$ stündiger Zentrifugierung mit 6600 g. Nach E. W. SCHMIDT 1914.

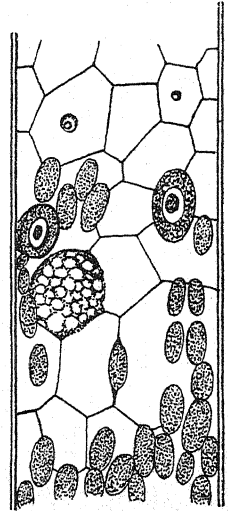


Fig. 121. *Clodophora*-Zelle nach schwacher Zentrifugierung. Die Zurückwanderung der Chloroplasten hat schon begonnen. Mit Cytoplasmaschaum, Zellkern, großen u. kleinen Chloroplasten, Körnchen in den Waben-ecken und im Innern der Vakuolen. Vergr. 1860. Nach A. MEYER 1920.

Plasmolyse hat nach den Untersuchungen von ÅKERMANN (1915; vgl. auch MATRUCHET und MOLLIARD 1902) häufig eine beträchtliche Vermehrung der Zahl der Cytoplasmastränge zur Folge (Fig. 122). Einige Minuten nach dem Eintritt der Plasmolyse treten neue Plasmastränge auf und die Zahl vermehrt sich im Laufe von 1—2 Stunden. Bei längerer Dauer der Plasmolyse (3—24 Std.) häuft sich die Hauptmasse des Cytoplasmas um den Kern an und die Zahl der Stränge geht hierbei wieder zurück (vgl. auch KÜSTER 1910). Bei zu plötzlicher Wirkung des plasmolytischen Agens werden die vorhandenen Stränge vorübergehend eingezogen

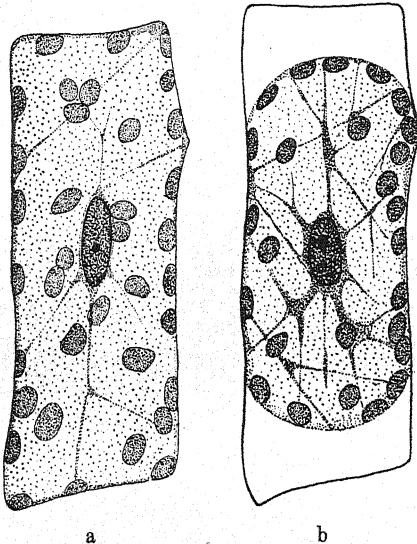


Fig. 122. Zelle aus dem subepidermalen Parenchym des Rhizoms von *Ranunculus lingua*. a in Wasser. b nach 2 stündiger Plasmolyse in 0,75 n Traubenzuckerlösung. Vergr. 600. b in Osmium-Alkohol fixiert.

Nach Å. ÅKERMANN 1915.

lokale Störungen, Stockungen einerseits, plötzliche Beschleunigung anderseits, dabei kommt es zu klumpigen Ansammlungen, es werden Plasmamassen zu gekrümmten Bildungen übereinander geschoben, so daß der innere Umriss des wandständigen Protoplasmas die mannigfachen Unregelmäßigkeiten zeigt (Fig. 123). Bei höherer Konzentration der Säure (1‰) hört die Strömung früher auf, weshalb die Formveränderungen auch in geringerem Maße auftreten. Auch körnige Ausscheidungen entstehen, so daß das Cytoplasma ein trüberes Aussehen annimmt. Waren freie Plasmastränge vorhanden, so zerfallen diese in einzelne körnige Portionen, die in perlchnurartige Reihen angeordnet, wohl noch eine Zeitlang die Lage des Stranges erkennen lassen.

Mit dem Tode tritt Fixierung des Cytoplasmas ein. Als postmortale Veränderung treten körnige und Gerinnselstrukturen auf. Eine Reihe von Säuren wurde geprüft und

(ÅKERMANN 1915, S. 52; HOFMEISTER 1867, S. 52). Also auch hier eine Art von Schock, die wohl mit der Wirkung heftiger mechanischer Reize verglichen werden kann. Plasmolyse bewirkt auch abnorme Ausfällungen, Verdichtungen zu Ballen usw., wie in Kap. 8 näher geschildert wird.

e) Chemische Eingriffe¹⁾. Sehr viele chemische Stoffe, wenn nicht alle, beeinflussen mehr oder weniger die Zelltätigkeit, was sich auch vielfach durch charakteristische Umlagerungen und Strukturänderungen kenntlich macht²⁾. Diese wurden durch KLEMM studiert. Verschiedene Stoffgruppen, wie Säuren, Alkalien, Metallsalze haben eine verschiedene Wirkung.

Säuren deformieren Plasmametze, wenn solche vorhanden sind, so daß statt dessen kugelige Ballen entstehen.

Die Wirkung der Säuren, auch in niedrigen Konzentrationen, ist nach KLEMM (1895, S. 659) fast explosionsartig. Wenn man *Triantha*-Haare mit Salpetersäure von 1/2 pro Mille behandelt, so wird zunächst die Strömung unregelmäßig, sie erleidet

¹⁾ Über Algenzellen siehe OLTMANNS 1905, S. 183 und die hier zitierte Literatur.

²⁾ Über Giftwirkung überhaupt siehe PFEFFER 1904, S. 332ff.

gaben prinzipiell ein ähnliches Ergebnis. Schon in Wasser gelöste Kohlensäure bringt die Strömung (in *Vallisneria*-Zellen) fast unmittelbar zum Stillstand und macht das tote Plasma granulös.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß plötzlicher Zusatz einer Säure schädlicher wirkt als allmählicher Zusatz. Bei unmittelbarer Zuführung einer 1‰ Lösung von Oxalsäure zu *Trianea*-Haaren waren von den Haaren alle geplatzt, stark granulöse Massen wurden entleert, die Bahnen, in denen das Plasma strömte, waren fixiert, Kontraktion war nicht vorhanden.

Bei allmählicher Konzentrationserhöhung von $\frac{1}{2}$ ‰—1‰ konnte Strömung selbst nach $1\frac{1}{2}$ Stunden beobachtet werden, doch finden weitgehende Konfigurationsänderungen statt. Es scheint also auch betreffs der Säurevergiftung eine „Gewöhnung“ stattfinden zu können, die das Vorhandensein von Regulationen anzeigt. Vielleicht könnte es sich hier um ein reines Kolloidphänomen handeln; S. 192 wurde erwähnt, daß der Fällungsgrad einer kolloidalen Lösung von der Geschwindigkeit, mit welcher das Fällungsmittel hinzugefügt wird, abhängt. Allmählicher Zusatz ruft schwächere Wirkung hervor.

Bei allmählichem Hinzufügen der Säure läßt sich die Entstehungsweise der bei abnormen Bedingungen so häufig beobachteten isolierten Plasmaballen beobachten (KLEMM 1895, S. 663). Man sieht bald, wie in den Fäden und im wandständigen Plasma Massen in Stockung geraten, wodurch, wenn neue Plasmamassen nachströmen, Buckel und Auftreibungen, die in den Saft Raum hineinragen, entstehen. Diese Anschwellungen werden nur langsam und offenbar passiv fortbewegt, bis die Lostrennung von dem strömenden Plasma vollständig geworden ist.

Die Wirkung von Säuren hat ein besonderes Interesse, weil ja zu diesen Stoffen die meisten cytologischen Fixierungsmittel gehören. Sehr wichtig für die Fixierung ist schnelle Tötung. Die erste Bedingung ist gute Permeabilität (vgl. S. 228). Dann spielt die spezifische Fällungskraft eine große Rolle. Nach A. MEYER (1920, S. 466) wird die Struktur und Form des Cytoplasma nur durch Elemente erhalten, deren Atomgewicht zwischen 191 und 200 liegt.

Die deformierende Wirkung langsamer Fixierung habe ich (1910, S. 343) an den Leukoplasten in den Wurzelspitzen von *Vicia faba* nachgewiesen. Die intakten Wurzelspitzen wurden während 5—10 Minuten in eine sehr verdünnte Fixierungsflüssigkeit eingetaucht, dann abgeschnitten in Flüssigkeit normaler Konzentration gebracht. Es zeigte sich, daß die Leukoplasten hierbei zu langen fadenähnlichen oder in anderer Weise geformten Gebilden umgestaltet waren. Auch dürrten Ausfällungsstrukturen (Klumpen usw.) vorkommen.

Wie die Fäden des zirkulierenden Plasmas in behüteten Zellen verhalten sich die Plasmaverbindungen von *Volvox* Fixierungsmitteln gegenüber (A. MEYER 1896, S. 194). Verdünnte (1—4‰) Lösungen von Essigsäure, Chromsäure und Ferrozyankalium rufen einen Zerfall der linearen Plasmafäden in einer Kette von kleinen Kugeln hervor. Von spezifischen Fixierungsmitteln wirkt 1‰ Osmiumsäure vorzüglich, desgleichen 2‰ Goldchloridnatrium. Schlecht fixieren dagegen FLEMMINGS Lösung und ALTMANNs Gemisch. Es treten also doch gewisse Unterschiede gegenüber andern Plasmabildungen auf

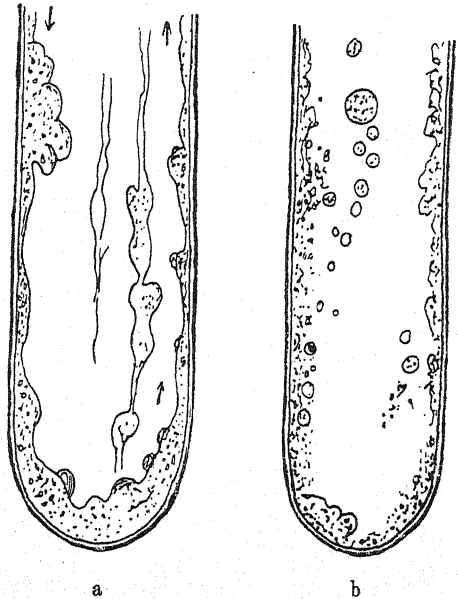


Fig. 123. a Die Spitze eines Wurzelhaares von *Trianea* nach Behandlung mit $\frac{1}{2}$ promille Salzsäure. Beginn der Ballungen in den Fäden und dem Wandplasma. Strömung noch vorhanden, aber schwach und unregelmäßig. b nach Behandlung mit 1 promille Salpetersäure. Die Plasmastränge sind in Reihen granulöser Kügelchen zerfallen. Nach KLEMM 1895.

Alkalien rufen eine sehr charakteristische Vakuolisierung des Cytoplasmas hervor, die häufig so weit geht, daß die ganze Zelle einschließlich des ursprünglichen Safttraumes von einem feinen Schaum erfüllt wird (Fig. 124).

Die Vakuolisierung verläuft sehr rasch und kann bei *Momordica*- und *Trianea*-Haaren (KLEMM 1895, S. 665) so weit gehen, daß selbst mit den stärksten Vergrößerungen neben den deutlich unterscheidbaren, in allen Größenstufen vorhandenen Vakuolen, auch solche von einer Kleinheit gebildet werden, die an der Grenze der sicheren Erkennbarkeit liegen.

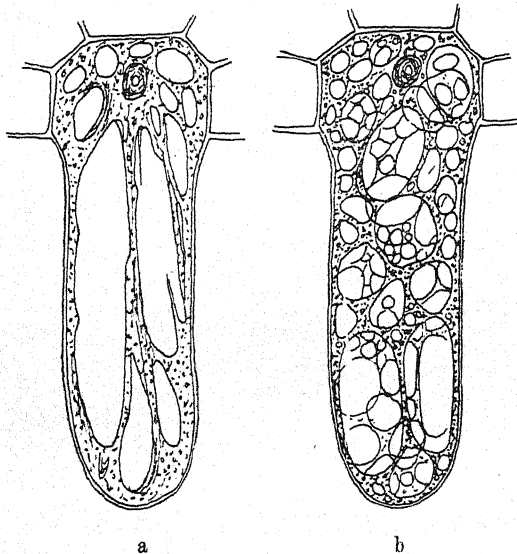


Fig. 124. Junges Wurzelhaar von *Trianea bogotensis*. a) vor, b) 1 Stunde nach der Behandlung mit sehr verdünntem Ammoniak. Vergr. 1000.
Nach PFEFFER 1904.

Die Cytoplasmaströmung kann von der Vakuolenbildung unabhängig fortschreiten, wie bei Behandlung mit 0,5 % Koffein (*Trianea*-Haare), oder aufhören, ehe noch die Vakuolenbildung recht begonnen hat, wie nach Behandlung mit Ammoniak (ein Tropfen auf 100 ccm Wasser).

Selbst sehr weit gegangene Vakuolisierung kann zurückgehen nach dem Auswaschen des Agens. War die Schädigung so stark, daß sie zum Tode führt, so zerreißen meist die Wände der größeren Vakuolen, die kleinen bleiben erhalten und bilden der Wand anliegende Flächen von Schaumwaben (KLEMM 1895, S. 666).

Die entstandenen Vakuolen sind wirklich Neubildungen innerhalb des Cytoplasmas und nicht etwa durch Abtrennung vom Safttraum entstanden, was daraus hervorgeht, daß bei farbigem Zellsaft der ursprüngliche Safttraum durch seine Färbung deutlich von den neugebildeten farblosen Vakuolen zu unterscheiden ist (KLEMM a. a. O.). Auch in den Cytoplasmafäden entstehen Vakuolen; sie erhalten hierdurch spindelförmige Auftreibungen.

Besonders ausführlich hat DEGEN (1905, S. 206ff.) das Entstehen einer Schaum-(Waben-)Struktur im Cytoplasma durch Einwirkung von Alkalien und andern Mitteln studiert (Fig. 125). Er hat mit 18 verschiedenen Objekten gearbeitet und in dem Cytoplasma derselben mit verdünnter Natronlauge und andern Mitteln Schaumstruktur hervorgerufen. Nur das an körnigen und sonstigen Einschlüssen sehr reiche Plasma des Vegetationspunktes von *Hippuris vulgaris* versagte scheinbar; nach DEGEN soll dies darauf beruhen, daß das Cytoplasma normal äußerst feinwabig wäre, wobei die Alkalien diese Struktur zum Verschwinden brächten.

Die Plasmodien von *Aethalium septicum* geben mit 0,05 % NaOH bei 7 Minuten dauernder Einwirkung ein besonders feinwabiges Ektoplasma. Der Wabendurchmesser beträgt höchstens 1 μ . Bei der stärksten Vergrößerung sieht man, daß die Mikrosomen den Knotenpunkten des Schaumwerks eingelagert sind, wie dies die physikalischen Gesetze fordern.

Im *Aspergillus*-Mycelium betrug die Wabengröße 1–2 μ , in der Wurzelspitze von *Vicia faba* und in den Brennhaaren von *Urtica* erzielte DEGEN ähnliche Ergebnisse wie KLEMM.

Die zur Wabenbildung nötige Konzentration der Alkalilösung hängt nach DEGEN (1905, S. 214f.) von der Reaktion des Zellsaftes ab. Zellen mit sehr saurem Inhalt, wie *Aspergillus*, verlangen 10–20 mal so viel NaOH wie die *Glaucoma*-Zellen und 20 bis 40 mal so viel wie die Wurzelzellen von *Vicia faba*, um wabig zu werden. Der

Zellsaft muß wahrscheinlich zuerst neutralisiert werden, ehe das Cytoplasma mit dem Alkali reagiert. — Über die Fixierung der Wabenstruktur siehe S. 232.

Die durch Alkalien hervorgerufene Schaumstruktur ist nach KLEMM nach Analogie mit den von PFEFFER (1890) in Plasmodien hervorgerufenen Lösungsvakuolen zu deuten. KLEMM (1895, S. 668) nimmt an, daß die Alkalien in Reaktion mit dem Cytoplasma stark osmotisch wirksame Verbindungen geben. Hierbei scheinen die schon vorhandenen Mikrosomen jedoch nicht beteiligt zu sein. Auch DEGEN (1905, S. 223) deutet die Waben als Lösungsvakuolen. Ob hierbei durch das Alkali hervorgerufene Ausfällungen von Eiweißstoffen eine Rolle spielten, wie DEGEN annimmt, erscheint mir jedoch zweifelhaft, da diese hochmolekularen Stoffe sehr niedrigen osmotischen Druck entfalten. Für die Fällungs-Lösungs-Theorie spricht der Umstand, daß nach Behandlung mit Tannin (0,05 %) Waben erst nach dem Auswaschen mit warmem Wasser entstehen.

Die Entstehung der Wabenstruktur könnte wohl auch als ein Entmischungsvorgang aufgefaßt werden, in welchem Falle die Wabenflüssigkeit und die Wandsubstanz als zwei durch verschiedene Wassergehalt ausgezeichnete Cytoplasmamodifikationen zu betrachten wären.

Theoretisch gibt es wohl keine scharfe Grenze zwischen den beiden Möglichkeiten, denn als erstes Stadium der Lösungswaben müßte man ja eine Ausscheidung osmotisch wirksamer Substanz an vielen Stellen des Cytoplasmas annehmen. Auch gibt es wohl keine scharfe Grenze zwischen reinen „Zellsaftwaben“ und „Enchylemawaben“, Vakuolen mit sehr verschiedenem Inhalt, von sehr verschiedener Bedeutung fürs Zellleben dürften vorkommen (vgl. Kap. 8) und es ist jedenfalls voreilig, zu behaupten, daß alle Waben nur gewöhnliche kleinste „Zellsaftvakuolen“ wären. Eine große Schwäche von BÜTSCHLI'S Theorie (und CRATO 1896) war der Umstand, daß er Waben der verschiedensten Größe gleichstellte und das Problem also rein physikalisch betrachtete. Chemische und kolloidchemische Erfahrungen müssen herangezogen werden, um in jedem einzelnen Falle die Natur der in den Wabenräumen eingeschlossenen Flüssigkeit (die BÜTSCHLI schlechtweg mit „Enchylema“ gleichstellte) festzustellen.

Einwirkung anderer Stoffe. Alkohol hat nach KLEMM (1895, S. 670) keine bemerkenswerte Wirkung. Erst sehr hohe Konzentrationen töten. Allmählich hinzudiffundierender Alkohol führt in *Momordica*-Zellen zu einer Vereinfachung des Cytoplasmanetzes.

Phenol bringt ganz eigenartige Erscheinungen hervor (KLEMM S. 671, vgl. auch LOEW 1885, S. 50). Fäden und Wandbeleg erhalten Knötchen und in diesen entstehen ziemlich zahlreiche kleine Vakuolen. Schließlich beginnen die Umrisse des Plasmas zu verblassen, zugleich ordnen sich die Mikrosomen zu kleinen Kränzen um die Vakuolen. Diese Veränderungen sind schon als nekrobiotisch zu betrachten und werden von andern gefolgt, indem die Vakuolen platzen und Körnchenketten oder dendritische Gebilde entstehen.

Daß mit gewissen Anilinfarbstoffen (Methylviolett, Fuchsin, Bismarckbraun usw.) Deformationen entstehen, beobachtete PFEFFER 1888 (KLEMM 1895). Es werden Plasmaballen abgesondert, die den Farbstoff besonders stark speichern und meist bald in den Zellsaft ausgestoßen werden. Diese Ballen stellen geschädigtes Cytoplasma vor, das nicht mehr mit dem noch gesunden verschmelzen kann. Desorganisationserscheinungen scheinen nur Farbstoffe hervorzurufen, die hauptsächlich vom Plasma gespeichert werden, also nicht bloß hindurchpassieren. Solche Farbstoffe sind z. B. Methylviolett, Fuchsin und Bismarckbraun (PFEFFER 1888). Die Partien des Cytoplasmas, die besonders stark den Farbstoff gespeichert haben, werden in den Zellsaft allmählich ausgestoßen. Diese Ballen sind abgestorben und verschmelzen nicht

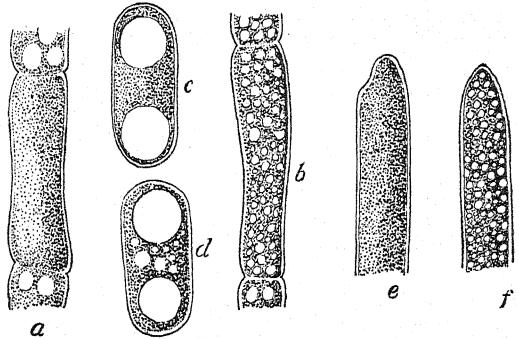


Fig. 125. Wabenbildung nach Alkaliwirkung. a—d *Dematium pull.* a und c unwabig, b und d durch 0,05 % NaOH wabig. Vergr. 1500. e und f *Saprolegnia.* e unwabig, f wabig durch 0,03 % NaOH. Vergr. 500. Nach DEGEN 1905.

wieder mit dem lebenden Cytoplasma, wenn aus diesem der Farbstoff ausgewaschen wird. Auch in Form von tiefgefärbten, neugebildeten Vakuolen scheint der Farbstoff in den Zellsaft ausgestoßen werden zu können (PFEFFER 1888, S. 255).

Bei *Spirogyra* werden nach NĚMEC (1899) die in ähnlicher Weise ausgesonderten Plasmaballen nach außen gedrängt und in die Zellwand eingekapselt. Sie gelangen schließlich, anscheinend unter Desorganisation der über ihnen liegenden Membran, ins Freie. Wir haben es also hier mit einem der Defäkation nackter Organismen vergleichbaren Prozeß zu tun.

Rückblick auf die abnormen Erscheinungen. Viele der geschilderten Deformationen sind reversibel, d. h. führen nach dem Aufhören des schädlichen Agens wieder zur Gesundung und Wiederherstellung der normalen Konfiguration des Cytoplasmas. Das Cytoplasma widersteht ohne Schaden sehr weitgehenden Konfigurations- und Strukturänderungen. Andererseits kann auch der Tod ohne solche Änderungen eintreten, wie die guten Fixierungsmittel lehren (vgl. S. 232). Es besteht also jedenfalls kein Parallelismus zwischen Giftwirkung und Strukturdeformation (vgl. KLEMM 1895, S. 679, PFEFFER 1904, S. 751). Daß höchst harmlose Eingriffe auffallende Strukturänderungen hervorrufen können, lehren DEGENS (1905) Beobachtungen (vgl. auch S. 273).

Wie man sich diese und ähnliche Strukturänderungen physikalisch deuten soll, darüber herrscht noch keine Klarheit (vgl. S. 252 u. oben). Daß jedoch namentlich bei der durch mechanischen Druck und Konzentrationschwankungen hervorgerufenen Wabenstruktur Kolloiderscheinungen (Entmischung usw.) eine Hauptrolle spielen, erscheint unzweifelhaft. PROWAZEK (1910b, S. 228) beobachtet, daß bei Variation des Deckglasdruckes die Alveolen (Waben) auf derselben Stelle verschwinden und wieder auftauchen, was an die S. 188 zitierten Beobachtungen über Gelatinierung erinnert. Das Cytoplasma ist wohl sicher ein aus zwei oder mehreren flüssigen Phasen bestehendes System (S. 185). Das Protozoenplasma ist nach PROWAZEK (1910) eine Emulsion von Eiweißkörpern mit „Lipoiden“. Man kann durch oberflächenaktive Mittel („Saponinlösung“) eine Entmischung hervorrufen, wobei die „Lipoidsubstanzen“ zu Tropfen werden, die später durch Wasseraufnahme Vakuolennatur bekommen (a. a. O. S. 229).

Inwieweit die durch starke Induktionsschläge und durch Alkalien erzielte Schaumstruktur anders zu deuten ist („Lösungsvakuolen“, vgl. oben), vermochten wir nicht zu entscheiden.

Auf Veränderungen der Konsistenz und Oberflächenspannung dürfte der tropfige Zerfall der Plasmafäden bei mechanischer, elektrischer oder chemischer Einwirkung beruhen. Zu einer „Kontraktions“-Hypothese zu greifen, hat man hier keinen Anlaß (vgl. S. 260).

Partielle Schädigung oder Tötung von Plasmapartien führten in Verbindung mit Strömungen zu den mannigfaltigen größeren Konfigurationsänderungen, Bildung von Klumpen, Ballen, Fetzen usw. Ein besonderes Interesse beanspruchen die bei langsamer Vergiftung mit Anilinfarben beobachteten Fälle von „Selbstamputation“ des Cytoplasmas.

Die meisten Konfigurationsänderungen dürften Reizerscheinungen sein. Eine Reizschwelle ist vorhanden. Der Eingriff muß plötzlich erfolgen, es mag sich um Temperatursprung, mechanischen Stoß, elektrischen Schlag oder chemischen Konzentrationsabfall handeln.

Ob dagegen die sanfteren Strukturänderungen (Wabenbildung, Vakuolisierung) Reizphänomene sind, ist nicht so klar. Gleiches gilt

für die mehr oder weniger reichliche Bildung von Plasmafäden bei langsamer Temperaturveränderung und Plasmolyse. Namentlich die Schaumstruktur scheint mehr die Folge oberflächlicher chemisch-physikalischer Zustandsänderungen zu sein, die also nicht die eigentliche „Lebensstruktur“ treffen. Weitere Untersuchungen haben die Antwort auf diese Fragen zu geben.

4. Nekrobiose¹⁾

Die nekrobiotischen Erscheinungen wurden im Vorhergehenden schon mehrfach berührt. Eine strenge Sonderung zwischen denselben und den heilbaren „Krankheitszuständen“ ist nicht möglich durchzuführen, weil die Zelle zu verschiedenen Zeitpunkten eine verschiedene Widerstandsfähigkeit haben dürfte und folglich ein Eingriff, der das eine Mal wieder beseitigt werden kann, ein anderes Mal den Tod herbeiführt. Man kann der Zelle selten direkt ansehen, ob sie sich in Nekrobiose befindet oder nicht.

Aus dem Gesagten erhellt, daß fast alle der in voriger Abteilung geschilderten morphologischen Zustände des Cytoplasmas als Vorstadien der Nekrobiose auftreten können. Bei der weiteren Entwicklung des Zustandes pflegen im Innern der Ballen, Fetzen, Stränge usw. Strukturen aufzutreten, wie Granulationen und Vakuolenbildungen. Seltener, wie unter der Einwirkung von Wasserstoffperoxyd, entsteht eine feine fibrilläre Struktur (KLEMM 1895, S. 669). Körnchenkettten und -Aggregate treten nach Phenolwirkung auf (a. a. O., S. 671). Granulationen und Vakuolisierung sind häufige Artefakte, die ja auch von der cytologischen Methodik her bekannt sind. Für gewöhnlich werden diese nekrobiotischen Strukturveränderungen von Totenstarre begleitet. Bei sehr schneller Tötung kann die ursprüngliche Form und im gewissen Grade die Struktur erhalten werden, wie dies namentlich die „guten“ Fixierungsmittel lehren²⁾.

Die nekrobiotischen Erscheinungen sind natürlich nur zum Teil spezifische Reaktionen auf ein bestimmtes Agens. Mit dem Absterben greift eine Auflösung des Zellmechanismus um sich, was zahlreiche abnorme Reaktionen zwischen den Zellstoffen mit sich bringt, so daß die Nekrobiose vielfach den Charakter einer Selbstzerstörung bekommt. Es ist öfters nicht möglich die nekrobiotischen von den postmortalen Veränderungen zu unterscheiden. So pflegt ja mit dem Tode eine Cytolyse einzusetzen. Auch die Strukturveränderungen dürften größtenteils postmortale Veränderungen sein, die im Augenblick der Denaturierung der Eiweißkörper auftreten.

Rein nekrobiotische Erscheinungen scheinen viele der von DEGEN (1905; vgl. auch SCHWARZ 1887) beschriebenen Fälle der Wabenstrukturbildung zu sein. Über die Wabenbildung mit verdünnten Alkalien wurde oben berichtet. Sie gehört, wenn nicht zu starke Konzentrationen benutzt werden, zu den reversiblen Vorgängen. Zumeist leidet aber das Plasma anscheinend so sehr, daß es früher oder später abstirbt, hierbei bleibt aber unentschieden, ob es der chemischen Vergiftung oder der gewaltsamen Strukturänderung unterliegt. Daß Wabenbildung an sich

¹⁾ Vgl. VERWORN, 1915, S. 391 ff.

²⁾ VIRCHOW (Cellularpathologie) sprach im erwähnten Fall von Nekrose.

nicht schädlich sein muß, haben wir oben gesehen. Dagegen scheint Schaumstruktur nicht zu den normalen Strukturen zu gehören.

Ob bei der Vakuolisierung zugleich das Protoplasma selbst seinen Wassergehalt ändert, d. h. Wasser an die Vakuolen abgibt, bleibt unbekannt. Höchstwahrscheinlich finden wohl die Verschiebungen in dem Quellungsgrad statt. Es mag hier beiläufig an die Aggregation in den Stielzellen der *Drosera*-Tentakeln erinnert sein. Als Vorstadium macht sich hier eine Quellung, also Wasseraufnahme des Wandplasmas bemerklich (DARWIN 1876, S. 231), wodurch u. a. das spezifische Gewicht desselben vermindert wird (ÅKERMAN 1917, S. 145). Transitorische Quellungen und Entquellungen dürften wohl auch im normalen Leben der Zellen nicht selten sein und daß dergleichen Vorgänge die Nekrobiose begleiten, ist wohl bekannt¹⁾.

Bei der Entstehung der Wabenstruktur wird also allem Anschein nach ein neues Gleichgewicht Plasma-Vakuoleninhalt hinsichtlich des relativen Wassergehaltes hergestellt. Da man in Betracht zieht, daß jeder Wechsel der Konzentrationsverhältnisse auf den Chemismus rückwirken muß (vgl. S. 196), so ist es zunächst überraschend, daß Wabenstruktur entstehen und vergehen kann, ohne daß die Zellfunktion merkbar leidet. Dies ist besonders bei den Infusorien zu beobachten (DEGEN 1905); sie behalten nämlich ihre volle Beweglichkeit.

Daß mit dem Absterben häufig Änderungen des Quellungszustandes verbunden sind, ersieht man aus den häufig eintretenden Kontraktionen des Protoplasmaleibes. Nach KLEMM (1895, S. 676) sind die Kontraktionen Zeichen eines langsamen Absterbens, denn bei schnellem Töten hat das Plasma keine Zeit zu Formveränderungen.

Bei abnormen Vorgängen tritt häufig eine verschiedene Widerstandsfähigkeit der Zellorgane auf. So kann der Kern früher als das Plasma sterben. Andererseits kann die Hautschicht anscheinend noch ihr Leben behalten, nachdem das Plasma desorganisiert ist (vgl. unten Kap. 7).

Desorganisationserscheinungen des Cytoplasmas scheinen bei der Wundheilung der Zelle eine Rolle zu spielen. Wegen des Turgordrucks pflegt bei Verwundung das Cytoplasma hervorzuströmen, bald nimmt es aber an der Wundstelle eine gallertartige Konsistenz an. Der so entstandene Plasmapfropf scheint häufig aus körnigem, desorganisiertem Cytoplasma zu bestehen (KÜSTER 1899, *Derbesia*, *Bryopsis*, 1916, S. 129). Bei *Caulerpa* soll nach NOLL ein „zähflüssiges, gelbes Plasma“, das in Berührung mit Seewasser gerinnt, den Wundpfropfen liefern²⁾. Unter dem Pfropf findet dann die vollständige Vernarbung durch Bildung einer Membrankappe statt.

V. Alloplasmatische Bildungen

Unter alloplasmatischen Bildungen versteht man mit A. MEYER Differenzierungen im Protoplasma, die gemäß den Anforderungen einer erhöhten Arbeitsteilung bestimmte Aufgaben zu vollbringen haben, ohne jedoch wie die Organe dauernd zu bestehen (I. Abschn., Kap. I). Sie sind sozusagen Werkzeuge, die das Protoplasma für den augenblicklichen

¹⁾ Siehe z. B. VELTEN, 1873, S. 122; KLEMM, 1895.

²⁾ NOLL, 1888, S. 471; WAKKER, 1886; Vgl. die ähnlich lautenden Angaben KALLENS, 1882, S. 17, betreffs der *Urtica*-Brennhaare.

Bedarf schafft, um sie nach dem Gebrauch wieder zu zerstören, oder aber die im Laufe der ontogenetischen Entwicklung ausgebildet werden.

Im Gegensatz zur Tierzelle hat die Pflanzenzelle sehr wenige wenn überhaupt welche ontogenetisch bedeutungsvollen Cytoplasmastrukturen aufzuweisen. Die „Kinoplasmafäden“ gewisser Forscher sowie die „reizleitenden Fibrillen“ sind Dinge, die teils im Leben nicht vorkommen, teils wenig erforscht sind und jedenfalls keine größere Verbreitung haben.

Die meisten alloplasmatischen Bildungen der Pflanzenzelle haben einen transitorischen Charakter. Hierher gehören diejenigen Phänomene, die die Kern- und Zellteilung begleiten, also Polplasmen, Polstrahlungen, Kernspindel und Phragmoplast. Inwieweit die „Chondriosomen“ oder Cytosomen Bedeutung für die Arbeitsteilung der Zellfunktionen haben, wissen wir nicht. Diese Dinge werden deshalb zweckmäßig in einem besonderen Kapitel behandelt.

Wir dürfen überhaupt die alloplasmatischen Bildungen als gröbere Strukturen des Cytoplasmas auffassen und hiermit ist auch gesagt, daß es keine scharfe Grenze zwischen diesen und der feineren Struktur gibt und daß wir es hier mit einer morphologischen Gruppe zu tun haben, in der sich Dinge höchst verschiedener physiologischer Natur befinden.

Wir haben im Vorhergehenden gesehen, daß die Struktur des Protoplasmas gern zu Spekulationen über materielle Träger der Zeleigenschaften verführte. Diese Neigung, die verschiedenen Funktionen der Zelle in ganz bestimmte Strukturteile zu verlegen, tritt besonders im Gebiet der alloplasmatischen Bildungen hervor. Ich brauche nur vorläufig auf die an die Kinoplasmafäden, Spindelfäden, Chondriosomen usw. geknüpften Funktionshypothesen zu erinnern. So psychologisch begreiflich auch solche Spekulationen sind, muß jedoch zugestanden werden, daß sie mehr Schaden als Nutzen mitgebracht haben. Die experimentelle Erforschung der Zellstruktur, die allein ein tieferes Eindringen in ihr Wesen ermöglicht, ist kaum noch angefangen, die wenigen heute vorliegenden Versuche in dieser Richtung, namentlich betreffs der Chondriosomen, haben aber schon zu nicht unwichtigen Ergebnissen geführt, und auch die mehr chemisch-physikalischen Gesichtspunkte scheinen dank der regen Entwicklung der Kolloidchemie immer mehr Eingang in die Erforschung der Protoplasmaprobleme zu finden.

Auch betreffs der Tatsachen braucht es eine Aufklärung. Die gröbere Cytoplasmastruktur scheint vielfach in noch höherem Grad als die feine empfindlich gegen Eingriffe zu sein. Es ist deshalb sehr nötig, gebührende Kritik betreffs der Fixierungsbilder zu üben. Mangelnde Vorsicht in dieser Hinsicht hat viele unzuverlässige Angaben verursacht.

1. Die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese und der Zellteilung¹⁾

Die Karyokinese gliedert sich in die intranukleären und die cytoplasmatischen Erscheinungen. Die ersteren enden mit der Ausbildung der gespaltenen Chromosomen, aber zu einer regelrechten Separation der Chromosomenhälften und ihrem Transport an zwei verschiedene Seiten in numerisch gleichen Gruppen sind die Mitwirkung bestimmter Vor-

¹⁾ Vgl. LUNDEGÄRDH, 1912b, S. 464ff.

gänge im Cytoplasma notwendig¹⁾. Diese werden wir nunmehr betrachten²⁾.

a) Polplasmen und Polstrahlungen. α) Wie namentlich BERTHOLD (1886, S. 177) betont hat, ist jede Kernteilung mit einer Symmetrieänderung verknüpft, was entsprechende Umlagerungen im Cytoplasma mitbringen kann. Obwohl der Plasmakörper nicht immer eine so regelrechte Schichtung aufweist, wie BERTHOLD behauptet hat, herrscht doch in ihm vielfach eine charakteristische Lagerung der Organe und Einschlüsse (s. Abschn. I, Kap. III), die bei Änderungen der Bedingungen, zu welchen auch die Kernteilung gehört, Verschiebungen erfährt. So tritt bei der Kernteilung häufig eine bipolare Anordnung der Chromatophoren oder Cytosomen und sonstigen Einschlüsse auf. Nur in besonders großen Zellen kann die Kernteilung in einer zentral individualisierten Partie vor sich gehen; auch in mehrkernigen Zellen, wie bei Siphoneen, Embryosäcken usw. bleibt die Gesamtsymmetrie durch Kernteilungen recht unberührt. In der typisch einkernigen Embryonalzelle pflegt aber das gesamte Protoplasma in Mitleidenschaft gezogen zu werden, indem es aktiv oder passiv an dem Teilungsvorgang teilnimmt. Diese recht weitgehenden Konsequenzen einer Kernteilung beweisen die enge funktionelle Verkettung der Teile. Da die typische Embryonalzelle eine monozentrische (radiäre) Anordnung des Inhalts aufweist, wo der Kern den Mittelpunkt darstellt, bezeichnet also die Teilung des Kerns einen Übergang zu dizentrischer Anordnung. Hiermit ist natürlich nicht gesagt, daß die Kernteilung den Impuls zur Symmetrieänderung gibt. Es verhält sich in Wirklichkeit vielmehr so, daß die ersten Zeichen der Verlagerungen im Zelleib schon lange vor der Metaphase auftreten.

Sehr deutlich sind die Umlagerungen in Zellen mit heteromorphem Plasma, z. B. in *Equisetum*-Sporen, bei welchem sie ausführlich von BERTHOLD (1886, S. 188ff.) beschrieben sind. Der anfangs zentral gelegene Kern wandert an die Peripherie, wo er sich mit einer sternförmigen Cytoplasmamasse umgibt, während an der gegenüberliegenden Zellseite das Wandplasma in die Chlorophyllkörperschicht pseudopodienartig einzuwandern beginnt, um schließlich eine zusammenhängende äquatoriale Schicht darzustellen. Endlich wandert der inzwischen in Teilung eingetretene Kern wieder in das Innere der Zelle hinüber und wird in einem äquatorialen Plasmazyylinder eingelagert.

Inwieweit diese Umlagerungen mit der Karyokinese oder mit der Zellteilung verknüpft sind, läßt sich ja nicht von vornherein sagen, umsomehr als Kern- und Zellteilung in der Regel Hand in Hand laufen. Entscheidend ist für uns hier zunächst die Tatsache, daß die Umlagerungen schon vor der Auflösung der Kernmembran erfolgen. Da sich zu dieser Zeit im Kern keine dizentrische und zumeist überhaupt keine bestimmte Anordnung der Chromosomen kenntlich macht (vgl. LUNDEGÅRDH 1912a, b), müssen wir annehmen, daß der Anstoß zur Symmetrieänderung vom Cytoplasma selbst ausgeht, während die geformten Einschlüsse (Chromatophoren usw.) passiv mitbewegt werden.

¹⁾ Den Beweis hierfür liefern die einpoligen Mitosen (M. BOVERI 1903) und Zellen, in denen das Cytoplasma untätig gemacht wurde (LUNDEGÅRDH 1914b).

²⁾ Eingehender wird die Karyokinese und die Zellteilung in den betreffenden speziellen Abschnitten (Bd. II) behandelt.

Nicht alle im Zusammenhang mit der Kern- und Zellteilung stattfindenden Umlagerungen im Cytoplasma haben unmittelbar Bedeutung für die bipolare Symmetrieänderung. Es finden sich häufig bemerkenswerte Wanderungen des sich zur Teilung anschickenden Kerns, so bei den oben geschilderten *Equisetum*-Sporen. In Zellen mit wandständigem Kern begibt sich dieser bei Anfang der Teilung häufig in die Zellmitte. Bei *Surirella* und Bacillarien ähnlicher Gestalt verläßt der Kern im Gegenteil seine normale Lage in der Mitte der H- oder X-förmigen Cytoplasmaanordnung und begibt sich in das breitere Zellende mitsamt dem ihn umgebenden Plasma. Die Wanderung wird durch das Ausenden zahlreicher Cytoplasmaausläufer vorbereitet¹⁾.

Es begegnet erheblichen Schwierigkeiten, eine befriedigende Vorstellung von den ersten Anfängen der bipolaren Anordnung zu bekommen. Mit Sicherheit ist nur bekannt, daß sie in der unmittelbaren Umgebung des Kerns beginnt. BERTHOLD, nach welchem die für die *Equisetum*-Sporen beschriebenen Umlagerungen bei vielen anderen Zellen wiederkehren, erwähnt, daß sich in größeren Zellen das Cytoplasma in der Umgebung des Kerns „individualisiert“ und daß hier zunächst eine dizentrische Anordnung ausgebildet wird, die erst allmählich um sich greift und die peripherischen Teile beeinflußt. Das erste Stadium scheint eine schwache Verdichtung besw. Ansammlung des Cytoplasmas um den Kern zu sein²⁾. Bald beginnt nun eine Anhäufung bezw. Verdichtung an zwei entgegengesetzten Seiten des Kerns (die künftigen Spindelpole). Diese Polplasmen werden im Leben deutlich beobachtet³⁾ und man findet sie auch in fixierten Präparaten⁴⁾.

Ob nun diese bipolaren Ansammlungen oder Verdichtungen aus einem chemisch modifizierten oder nur physikalisch dichteren Plasma bestehen, wissen wir nicht. Auch kann man nicht sagen, ob sich an ihrer Entstehung ein Stoffaustausch mit dem Kern beteiligt. Man könnte ja an einen Entmischungsvorgang denken, wobei das Produkt chemotaktisch an den Kern gezogen würde. Eine solche Chemotaxis soll man vielleicht annehmen, um die Verdichtung um den Kern zu erklären. Für gewöhnlich pflegt sich der Kern in die größte Cytoplasmamasse hineinzubewegen (S. 86). Bei der Vorbereitung zur Teilung kommt dazu noch diese spezielle Veränderung des an den Kern grenzenden Plasmas hinzu. Zu bemerken ist, daß das Polplasma zumeist nicht morphologisch abgegrenzt ist⁵⁾, sondern nur als lokale diffus begrenzte Modifikation erscheint.

Wie nun dieses Polplasma entstanden und beschaffen sein mag, sicher ist es, daß es eine auffallende Anziehung auf Einschlüsse der verschiedensten Art ausübt. Auch wenn die Polplasmen selbst nur un-

¹⁾ LAUTERBORN, 1896, S. 62. Der teleologische Grund dieser eigentümlichen Wanderung des Kerns besteht nach LAUTERBORN darin, daß in der zentralen Ruhelage zu wenig Platz für die Teilungsfigur ist.

²⁾ TREUB, 1880, S. 13 (lebende Embryosäcke von *Epipactis palustris*). Ähnlich lautende Angaben anderer Forscher sind nicht ganz zuverlässig, weil sie fixiertes Material betreffen.

³⁾ STRASBURGER, 1880, S. 112 (*Tradescantia*-Haare).

⁴⁾ LUNDEGÅRDH, 1912b, S. 385, 389, 474.

⁵⁾ Die gegenseitigen Angaben NĚMECS, 1899b, Fig. 11, 12, Taf. III, konnte ich nicht bestätigen. LUNDEGÅRDH, 1912b, S. 389.

deutlich hervortreten, kann man doch die dizentrische Anordnung sehr deutlich aus der Lagerung der Einschlüsse ablesen. Es handelt sich hierbei um Mikrosomen¹⁾, Chondriosomen²⁾, Chromatophoren³⁾, extranukleäre Nucleolen⁴⁾ usw. (vgl. Fig. 126).

In gewissen Fällen zeichnen sich die Polplasmen als vom übrigen Cytoplasma absetzende Dinge aus. Ein solcher Fall liegt in den von FITTING (1900) untersuchten Makrosporen-Mutterzellen von *Isoëtes* vor.

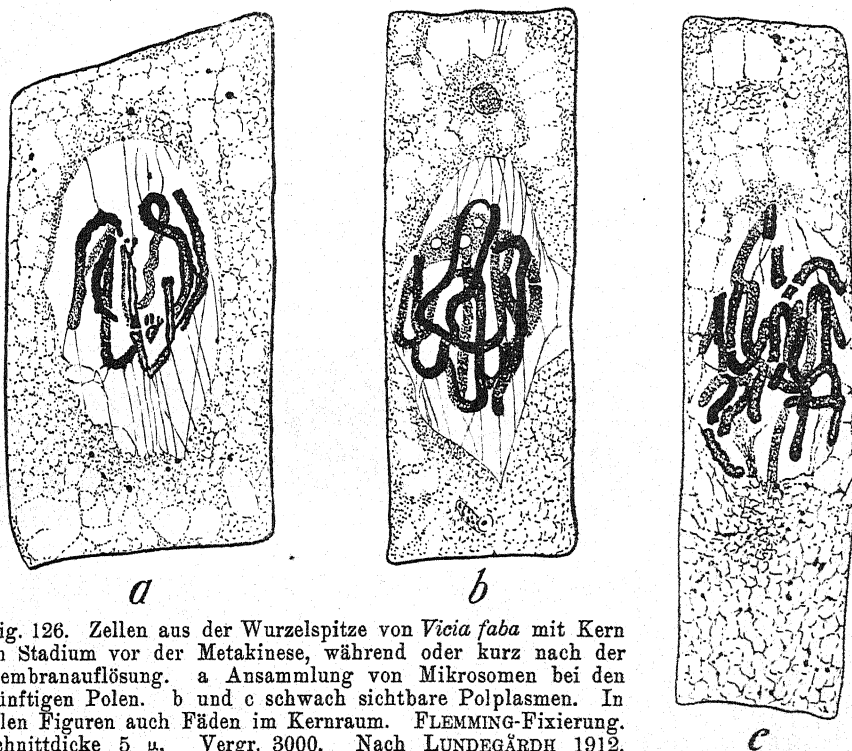


Fig. 126. Zellen aus der Wurzelspitze von *Vicia faba* mit Kern im Stadium vor der Metakinese, während oder kurz nach der Membranauflösung. a Ansammlung von Mikrosomen bei den künftigen Polen. b und c schwach sichtbare Polplasmen. In allen Figuren auch Fäden im Kernraum. FLEMMING-Fixierung. Schnittdicke 5 μ . Vergr. 3000. Nach LUNDEGÅRDH 1912.

Neben dem sich zur Teilung anschickenden Kern liegt hier ein aus grobkörnigem Plasma bestehendes und mit zahlreichen kleinen Stärkekörnchen beladenes Klümpchen. Dieses streckt sich, teilt sich durch Einschnürung in zwei etwa gleich große Teile, die sich voneinander entfernen und etwa die Brennpunkte der ellipsoidischen Mutterzelle ein-

¹⁾ NĚMEC, 1900, S. 44. LUNDEGÅRDH 1912b, S. 385, Fig. 3, 7, 8, 9 Taf. XI, Fig. 35, 37 Taf. XIII.

²⁾ LEWITZKY, 1910. Tierische Zellen: BENDA, 1903. Diatomeen: LAUTERBORN 1896.

³⁾ LUNDEGÅRDH, 1910, S. 364.

⁴⁾ DĚBSKI, 1897. NĚMEC, 1901. Die Einschlüsse pflegen sich in der Prophase in einer gewissen Entfernung vom Kern zu lagern, dann in der Metaphase einen Ring um die Äquatorialplatte zu bilden, um dann in zwei Gruppen den Polen zuzuwandern (vgl. über Chondriosomen auch NICOLOSI-RONCATI, Bull. Orto Botanico. Napoli II; GIGLIO-TOS E GRANATA, Biologica, Torino, Bd. 2, Nr. 4; GUILLIERMOND, C. R. de l'Acad. science 153, S. 199; über Stärkekörner: BERTHOLD, 1886, S. 187, ZACHARIAS Bot. Ztg. 1888, Sp. 39).

nehmen. Diese Polplasmen bei *Isoëtes* scheinen etwa die Mitte zwischen den diffusen Polplasmen höherer Pflanzen und den Centrosomen zu halten (Fig. 127).

Daß die Tochterhälften sich voneinander entfernen, ist eine allgemeine Regel für Zellorgane (Centrosomen, Chromatophoren, Kerne), die wir zwar nicht kausal zu begründen vermögen, jedoch durch Hinweis

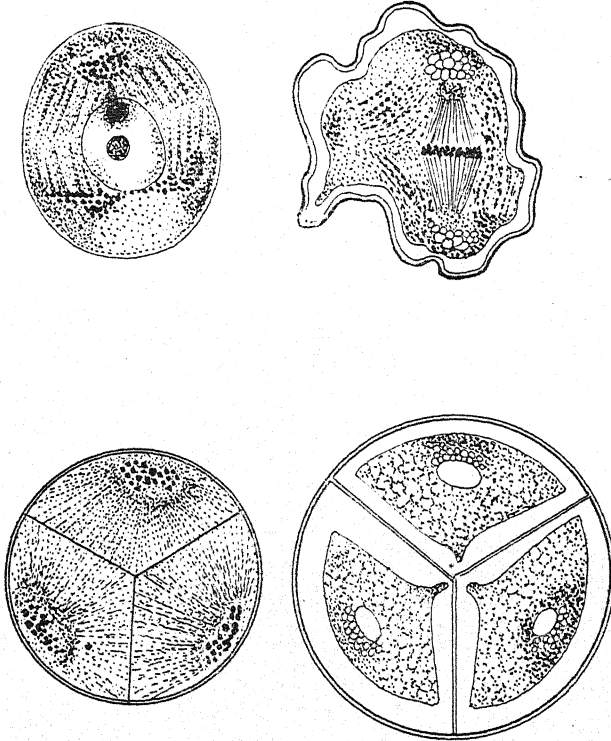


Fig. 127. Teilungsstadien in der lebenden Makrosporenmutterzelle von *Isoëtes*. Mit Stärke beladene Polplasmen und strahlige Anordnung des Cytoplasmas.
Nach FITTING 1900.

auf physikalische Analogien uns einigermaßen begreiflich vorstellen können. Auch unter den diffusen Polplasmen muß eine Abstoßung herrschen.

β) Um die sich in Aktivität befindenden Centrosomen herum treten immer Strahlungen im Plasma auf. Auch um die individualisierten Polplasmen in den *Isoëtes*-Makrosporenmutterzellen werden schöne Strahlungen beobachtet (FITTING 1900). Die diffusen Polplasmen höherer Pflanzen erzeugen dagegen keine solchen Strukturen. Die Strahlungen wurden am lebenden Material von FITTING beobachtet. In lebenden Diatomeen hat LAUTERBORN prächtige Polstrahlungen um die Centrosomen beobachtet. Auch in tierischen Eiern werden die Polstrahlungen im lebenden Zustand leicht beobachtet¹⁾.

¹⁾ Siehe z. B. FLEMMING, 1882, S. 196, 199; BERTHOLD, 1886, S. 182.

Nach FITTING büßen die Strahlen durch die Fixierung (in Alkohol, 1—2% Sublimat, FLEMMINGsche Lösung) sehr an Deutlichkeit ein. Andere Forscher scheinen an anderen Objekten bessere Resultate erzielt zu haben¹⁾. Die Fixierbarkeit wechselt wohl mit der Konsistenz und Beschaffenheit des Cytoplasmas. Auch müssen nicht alle Strahlungen gleich beschaffen sein.

Überblickt man die reichhaltige Literatur über Polstrahlungen und verwandte Dinge, einschließlich der zoologischen Angaben²⁾, so scheinen betreffs ihrer morphologisch-physikalischen Beschaffenheit etwa folgende Möglichkeiten in Betracht zu kommen: Die Strahlen sind 1. Fibrillen (homogen oder gekörnelt), 2. gestreckte Waben oder 3. Strömungsbahnen. Jede dieser Auffassungen hat ihre Vorkämpfer und meist wird die Natur der Strahlen mit den respektiven Plasmastrukturtheorien in Verbindung gebracht.

Für die fibrilläre Natur der Strahlen treten besonders die Anhänger der Mitom- oder Gerüsttheorie ein, BÜTSCHLI und RHUMBLER verfechten die Ansicht, daß sie gestreckte Waben seien, während die Anhänger der BERTHOLDschen Emulsionstheorie oder der Polymorphie des Cytoplasmas gern der Auffassung der Strahlen als Strömungsbahnen zuneigen. Nun könnte man denken, daß eine endgültige Entscheidung doch wohl durch die direkte Beobachtung beigebracht würde. Jedoch handelt es sich hier wie betreffs der feineren Grundstruktur um sehr subtile Dinge, die im Leben selten einer Detailanalyse zugänglich sind und die sich nur unvollkommen fixieren lassen. Außerdem hat man mit der Möglichkeit zu rechnen, daß im letzteren Fall Strahlen als Kunstprodukte erzeugt werden (A. FISCHER 1899, LUNDEGÅRDH 1912b).

Wie die Sachen liegen, verbietet sich ein sicheres Urteil über die Beschaffenheit der Strahlungen. Fibrillen sind zwar häufig beobachtet, aber immer nur in fixierten Zellen³⁾. Doch kann man natürlich nicht ohne weiteres behaupten, daß ihre Existenz deshalb zweifelhaft wäre. WILSON fand sie in dem vorzüglich fixierten *Toxopneustes*-Ei den Wabenwänden eingelagert und in denselben hervorwachsend (WILSON 1899; vgl. REINKE 1895). Nach demselben Forscher (1906, S. 49) sollen bei fadigem Gerüstwerk die Fibrillen direkt mit den cytoplasmatischen Strukturelementen zusammenhängen. Doch neigt WILSON der Deutung zu, daß die Fibrillen nur der sichtbare Ausdruck feinsten Plasmaströme sind. Zur gleichen Auffassung gelangen auch WEYDOWSKY und MRAČEK (1903). Sie fassen die Strahlungen um die Centriole als feine centripetale Plasmaströme auf, durch welche allmählich eine Plasmaansammlung (Centroplasma) entsteht.

Als feine Ströme betrachtet auch CHAMBERLAIN (1909) die Strahlungen um die Blepharoblaste bei *Dioon edule* (Fig. 128). Die Strahlen erscheinen anfangs als bestimmt orientierte Alveolenwände, später stellen sie distinkte Fäden vor. Den Beweis für ihre Strömchennatur entnimmt

¹⁾ Vgl. z. B. WILSON, 1906, S. 28; LAUTERBORN, 1896, fand die Polstrahlung viel deutlicher im Leben als in fixierten Präparaten.

²⁾ Zusammenfassende Darstellungen findet man bei WILSON, 1906 und GURWITSCH, 1904.

³⁾ Daß die Fibrillen wahre Fäden sind und nicht optisch geschnittene Wabenwände, wie BÜTSCHLI will, ersieht man an Querschnittsbildern, wo sie wie Punkte aussehen.

CHAMBERLAIN der Tatsache, daß im Pollenschlauch, wo das Cytoplasma in lebhafter Bewegung begriffen ist, ganz ähnliche Strukturen auftreten. Sie lassen sich künstlich erzeugen, wenn man aus dem angeschnittenen Archegonium durch gelindes Pressen Cytoplasma durch den Hals herausströmen läßt. Das sich so bewegende Plasma zeigt zahlreiche Fäden, die den Strahlungen um den Blepharoblast ganz ähnlich sehen.

Die Deutung der Polstrahlung als feine Strömungen im Cytoplasma, die schon den älteren Autoren nahe lag¹⁾, scheint also vieles für sich zu haben. Dies umsomehr, als die Existenz ganz distinkter glatter Fäden im Leben der kritischen Betrachtung nicht mehr standhält (WILSON 1902), sondern die Strahlen sich am besten als Züge von Hyaloplasma in Mikropasmata bzw. von Mikrosomen im Hyaloplasma beschreiben lassen. Wie diese feinen Bahnen zustande kommen, ob sie eine Massenbewegung in einer Richtung oder entgegengesetzte Ströme anzeigen oder ob endlich kein Transport in den Zügen stattfindet, sondern es sich um eine Art von „Kraftlinien“ handelt, wissen wir nicht. Für die Kraftlinienhypothese würde der Umstand sprechen, daß auch die größeren Inhaltskörper (Pigmentkörner usw.) eine ähnliche Anordnung zu bekommen pflegen und daß die Polstrahlen während der Karyokinese manchmal einen gebogenen Lauf nehmen, an die bekannten magnetischen oder hydrodynamischen Kraftlinien erinnernd. Doch sei hier ausdrücklich betont, daß solche äußerlichen Analogien natürlich in keiner Weise Schlüsse auf die tätigen Kräfte gestatten.

Mit den oben genannten Angaben vor Augen muß man sich recht skeptisch gegenüber den zahlreichen Befunden von Polstrahlungen und Kernstrahlungen in den Zellen höherer Pflanzen verhalten, insofern diese als Fibrillen gedeutet werden. Vielfach dürfte es sich auch um Fixierungsartefakte handeln, da man weiß, daß Fäden sowohl durch Ausfällung (A. FISCHER 1899) als durch artifizielle Plasmaverlagerung (CHAMBERLAIN 1909) entstehen²⁾. Jedenfalls hat sich die von HEIDENHAIN,

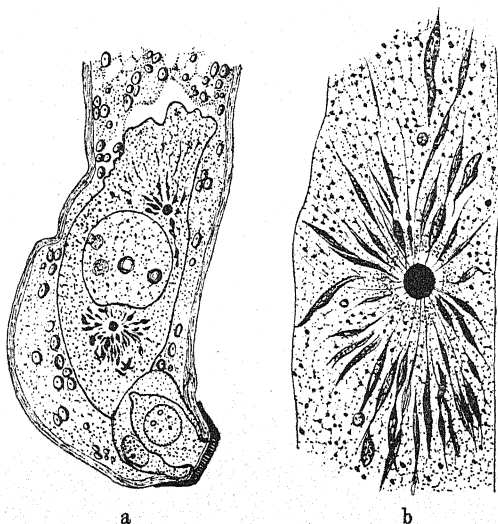


Fig. 128. *Dioon idule*. Pollenschlauchstrukturen mit „grauen Körperchen“ (Cytosomen) und Strahlungen um die Blepharoplaste. Vergr. a 630, b 1890. Nach CHAMBERLAIN 1909.

¹⁾ Vgl. z. B. BERTHOLD, 1886, S. 183. Ob die (S. 253) erwähnte fibrilläre und lamellöse Struktur strömenden Cytoplasmas derselben Art sei wie die Polstrahlungen, bleibt zu untersuchen. Solche Fibrillen (Streifen) in lebhaft strömendem Plasma sind auch von BERTHOLD, 1886 (in *Trianea*-Haaren), WIGAND, STRASBURGER (in Pollenschläuchen) beobachtet. Siehe BIEDERMANN, 1909, S. 59.

²⁾ Vgl. hierzu LUNDEGÅRDH, 1912b, S. 390, 473.

KOSTANECKI, RABL u. a. verfochtene Hypothese von persistierenden, mechanisch tätigen Polradialen als unmöglich erwiesen¹⁾. Aber auch BÜTSCHLI und RHUMBLERS Behauptungen, daß die Strahlen Wände gestreckter Waben seien, sind nicht stichhaltig. Die Annahme BÜTSCHLIS (1876, 1892, S. 158), RHUMBLERS (1896), daß die Strahlen keine echten Fäden sind, sondern die Anordnung der vorhandenen Struktur unter dem Einfluß von Diffusionsströmen, die gegen das Centrosom gerichtet wären, vorstellen, mag einen Kern der Wahrheit in sich tragen; doch wissen wir, daß die „vorhandene Struktur“ keinesfalls immer ein Wabenwerk ist, wie BÜTSCHLI glaubt.

Überhaupt soll kein zu großes Gewicht auf die Frage der morphologischen Herkunft des Strahlenmaterials gelegt werden. Die Beobachtungen angesichts dieser Sache gehen auch sehr auseinander, was nicht wunderlich ist, da fixiertes Material nicht zuverlässig ist und da bei Strömchen- oder Kraftliniencharakter der Strahlen wohl die gesamten aufgeschwemmten Mikropasmata das Material abgeben können.

Allerdings kann man natürlich nicht apriori die Möglichkeit abweisen, daß es unter dem komplexen Material Stoffe gäbe, die in besonders hohem Grade oder allein den maßgebenden Kräften gehorchen. BOVERIS Archoplasmahypothese²⁾ in ihrer ursprünglichen Form und STRASBURGERS spätere, ähnlich lautende Kinoplasmahypothese³⁾ basieren auf der Annahme eines solchen Dualismus. So nahm STRASBURGER ein wabiges Trophoplasma und ein fädiges Kinoplasma an, Letzteres sollte dem Trophoplasma beigemischt sein aber sich bei der Kern- und Zellteilung in der Form von Fäden herausdifferenzieren. Abgesehen von der ganz unbegründeten Annahme, daß die fädige Substanz das motorische Substrat par préférence vorstelle, vermag diese Hypothese auch keine entscheidenden tatsächlichen Argumente aufzubringen. Es ist ein völlig aussichtsloses Unternehmen, auf morphologischem Wege der Herkunft der Polstrahlen und ähnlicher Dinge nachzuforschen⁴⁾. Es bleibt wohl künftiger zellphysiologischer Forschung vorbehalten zu erfahren, ob sowohl die Polplasmen als die Strahlen und das Centroplasma sich in irgendeiner Weise von dem gewöhnlichen Cytoplasma unterscheiden. Bis auf weiteres gehen alle kritisch geführten Untersuchungen dahin, daß dem Strahlenmaterial keine Spezifität zukommt.

Den Polstrahlen ähnelnde Dinge sind auch anderswo im Cytoplasma gesehen worden. In mehrfacher Beziehung wichtig sind die von MORGAN (1896, 1899, 1900) und WILSON (1901) erzielten abnormen Strahlungen in Seeigeleiern. Durch Behandlung der unbefruchteten

¹⁾ Siehe WILSON, 1906, S. 316 ff.; GURWITSCH, 1904, S. 268 ff.

²⁾ BOVERI, 1888, 1895; BOVERI hat in der späteren Arbeit einen moderneren Standpunkt eingenommen und nimmt eine vom Centrosom ausgehende Auskristallisation von Strahlen aus einer amorphen Grundsubstanz an.

³⁾ STRASBURGER, 1892, 1897; STRASBURGER glaubte auch, daß der Zellkern durch „Kinoplasmafäden“ mit der Hautoberfläche verbunden sei und spätere Beobachtungen von MIEHE, 1899, und LIDFORSS, 1908, schienen diese Annahme zu bestätigen. LIDFORSS wies auch Fadenverbindungen zwischen den Chromatophoren nach und deutete sie im Sinn der Kinoplasmahypothese. Nachuntersuchungen von ÅKERMAN, 1915, haben aber die Unrichtigkeit der LIDFORSSschen Angaben aufgezeigt. Die „Kinoplasmafäden“ sind meist gewöhnliche Plasmastränge. Dem „Archoplasma“ analoge Begriffe sind Ergastoplasma (GARNIER) und „protoplasme supérieur“ (PRÉNANT); s. WILSON, 1906.

⁴⁾ Siehe die Darstellungen der Sachlage bei WILSON, 1906 und GURWITSCH, 1904.

Eier mit Seewasser plus $MgCl_2$ und nachheriges Übertragen in frisches Seewasser erzielte WILSON teils Strahlungen um den Kern, teils das Entstehen zahlreicher neuer von Strahlungen umgebener Centren. Diese abnormen Centren scheinen durch Verdichtung des Plasmas zu entstehen und sie teilen sich häufig wie die normalen, wodurch kernlose Spindeln entstehen, die sogar zu Zellteilung führen können. Die Centren ähneln in ihrem Bau den normalen Centrosphären.

Strahlungen um kleine Mikrosomen oder dergl. sowie um den ruhenden Kern wurden auch in Pflanzenzellen, allerdings nur in fixierten Präparaten, beobachtet. Überhaupt kann man also sagen, daß radiäre Strahlungen nicht nur für die normalen Teilungscentren charakteristisch sind, was zweifelsohne gegen die Hypothese von ihrer cytomechanischen Bedeutung und für die Annahme spricht, daß die Strahlen durch centrierte Strömungen oder sonstige von einem Teil der Zelle ausgehende richtende Einflüsse entstehen. Es ist ja nicht undenkbar, daß die elektrische Ladung der kolloidalen Teilchen die Aneinanderreihung von Mikroplasmata bedingen könnte; jede physikalisch-chemische Heterogenität ist ja für das Auftreten von elektrischen Potentialdifferenzen günstig und bei Entmischungsvorgängen und sonstigen lokalen Verdichtungen im Plasma dürften wohl auch Kataphoresephänomene vorkommen können¹⁾. Setzen wir hinzu, daß fädige Anordnungen der Mikroplasmata auch durch die Massenbewegung des Plasmas entstehen und daß Strahlen, wie erwähnt, aus Mikrosomenreihen oder homogener Substanz oder gestreckten Waben systemen hervorgehen, so gelangen wir zur Überzeugung, daß unter dem Begriff „Polstrahlung und Verwandtes“ viele sowohl betreffs Material wie betreffs Entstehungsweise heterogene Dinge zusammengeworfen sind, die wir zurzeit nicht auseinanderzuhalten vermögen²⁾. Doch kann man schon jetzt das Urteil wagen, daß die Strahlungen vom physiologischen (cytomechanischen) Standpunkt ein einheitlicheres Phänomen als vom cytomorphologischen Standpunkt darstellen, was für die meisten zellulären Erscheinungen gilt.

b) Die Teilungsspindel³⁾. Unter diesem Namen verstehen wir ein Organ, das sehr enge Beziehungen zur Anordnung und zum Transport der Chromosomen verrät und anscheinend die Aufgabe hat, die dicentrische Anordnung im Zelleib auf den Kerninhalt zu übertragen. Die Spindel kann sehr verschieden aussehen und in sehr verschiedener Weise entstehen. Ein solches die speziellen Kernvorgänge mit den Vorgängen

¹⁾ Noch auf eine andere Möglichkeit hat MATHEWS (1899) hingewiesen. Von der Beobachtung FISCHERS (1899), daß Strahlungen durch Gerinnung entstehen können, ausgehend, macht er auf die feinen, strahlenförmigen Gerinnungserscheinungen des Blutfibrins aufmerksam und deutet auf die Möglichkeit hin, daß dem Centrosoma eine fermentative Ausfüllungsfähigkeit zukäme.

²⁾ Als Beispiel von Strahlungen, die wahrscheinlich auf zwei entgegengesetzte Diffusionsströme zurückzuführen sind, sei eine Beobachtung von WHEELER (zit. nach GURWITSCH 1904, S. 282) an Eiern von *Myzostoma glabrum* erwähnt. Diese werden häufig von einer Amöbe angefallen, die ein Pseudopodium in das Eiinnere hineinbohrt. Der hierdurch entstandene Kanal wird von einer prächtigen Strahlung umgeben. Auf Diffusion könnten auch die erwähnten Strahlungen um den Kern beruhen. Bei geringfügigen Verschiebungen der osmotischen Verhältnisse muß Wasser durch die Kernmembran passieren.

³⁾ Auch „achromatische Figur“, „Kernspindel“ genannt.

im Cytoplasma verbindendes Organ kommt ausnahmslos vor, ist also offenbar eine sehr wichtige Einrichtung, ohne welche überhaupt keine regelrechte Teilung zustande kommt.

Die Spindel ist das charakteristische Teilungsorgan. Über seine Morphologie gehen die Meinungen vielfach auseinander. Wir müssen uns hier auf die charakteristischsten Fälle beschränken. Näheres wird in den Abschnitten Karyologie und Zellteilung mitgeteilt.

Ein ganz allgemeiner Gegensatz zwischen niederen und höheren Pflanzen besteht darin, daß bei den ersteren überdauernde „Sphären“ oder Centrosomen vorhanden sind, die sich bei der Bildung oder Ausmodellierung der Kernspindel beteiligen, während bei den letzteren die Teilungscentren und die Spindel bei jeder Teilung neu entstehen. Bei den niederen Pflanzen ist aber die Spindelbildung in sehr verschiedener Weise realisiert. Ein paar Beispiele mögen herausgegriffen werden.

Einen sehr einfachen Fall stellt die flagellate *Tetramitus* dar (CALKINS 1898). Es gibt hier keinen Kern, nur zerstreute färbare Körner (vgl. S. 70, Fig. 17). Etwa in der Mitte des Körpers befindet sich die ballenförmige Sphäre, die sich bei Fortpflanzung einfach durchschnürt, nachdem sich die chromatischen Körner um sie gesammelt haben. Die von je einer Gruppe Körner umgebenen Tochttersphären wandern auseinander, worauf die Durchschnürung des Zellkörpers erfolgt. Eine eigentliche „Spindel“ kommt also niemals vor, wohl aber ein deutliches cytoplasmatisches Teilungsorgan; dies ist die Hauptsache, die von gewissen höheren Zellen bekannte Spindelgestalt ist kein unerläßliches Merkmal der „Spindel“.

Unter den tierischen Protisten gibt es höchst merkwürdige und wechselvolle Teilungseinrichtungen, die wir aber hier übergehen müssen, aber auch die Pflanzen bieten manches Interessante dar. Bei *Euglena* (KEUTEN 1895) entwickelt sich die Spindel intranucleär aus einem nucleolenähnlichen Körper. Ähnliches fand SCHAUDINN in einer *Amoeba* und R. HERTWIG im Mikronucleus von *Paramecium*¹⁾.

Während wir in diesem Fall den individualisierten Teilungskörper in den Kern verlegt finden, bildet er bei den Diatomeen und anderen Protisten ein außerhalb des Kerns gelegenes Organ, das erst bei der Teilung sich in die Kernsubstanz hinein begibt. Bei *Surirella* und anderen von LAUTERBORN (1896), KARSTEN (1900) eingehend untersuchten Diatomeen scheint die Spindel („Centralspindel“ nach LAUTERBORN) aus dem dicht neben dem Kern liegenden Centrosom durch Teilung oder Knospung zu entstehen. Die Spindel nimmt bald an Größe zu, entfernt sich vom Centrosom, rückt an den Kern heran und schwillt kugelförmig an. In der Folge macht nun die Spindelanlage sehr eigenartige Wandlungen ihrer Gestalt durch, die sich auch intra vitam mit großer Deutlichkeit verfolgen lassen, und die mit der Entstehung einer zylindrischen Bildung enden²⁾. Der fein längsgestreifte Zylinder wächst in die Länge, wandert in den Kern hinein, worauf sich die inzwischen längsgespaltenen Chromosomen äquatorial um ihn ordnen. In der Anaphase schnüren sich die polaren Enden des

¹⁾ Siehe WILSON, 1906, S. 91.

²⁾ Bei anderen Diatomeen kann die junge Spindel einen viereckigen Querschnitt haben (LAUTERBORN 1896, S. 76).

Zylinders ab und werden endlich anscheinend in die Centrosomen eingezogen (Fig. 129).

Eine gewisse Ähnlichkeit mit den geschilderten Verhältnissen verrät die Teilungsspindel bei *Paramoeba* (SCHAUDINN 1896). Sie persistiert hier jedoch auch in der Ruhe als sog. Nebenkern und

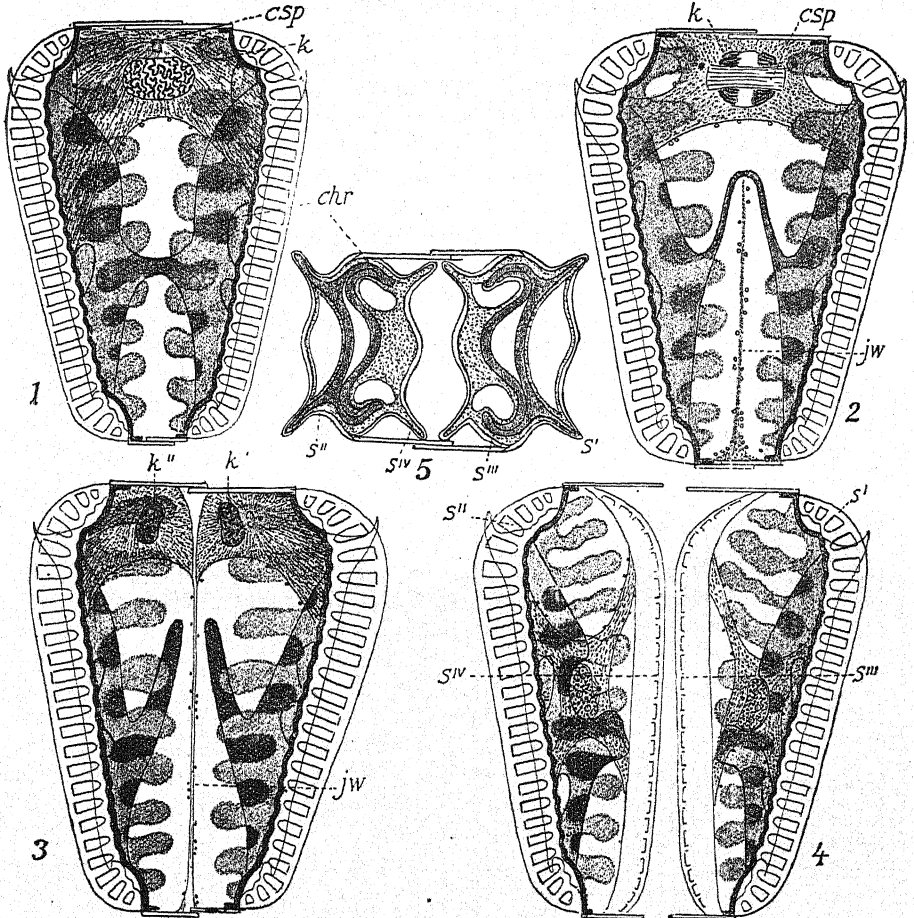


Fig. 129. Kern- und Zellteilung bei *Surirella calcarata*. 1. Wanderung des Kerns an einen Pol der Zelle. Centralspindel (Csp) kurzzyklindrisch. 2 Auseinanderweichen der Tochterchromosomen. Centralspindel gestreckt. 3 Centralspindel zurückgebildet. Polstrahlungen. Nach LAUTERBORN aus STRASBURGER 1907.

scheint so die Eigenschaften des Centrosoms und der Spindel zugleich in sich zu vereinigen. Auch bei *Paramoeba* streckt sich die Spindel zylinderförmig in die Länge, ehe sie sich in den Kern versenkt. Die Einwanderung der cytoplasmatischen Spindelanlage in den Kern beruht wohl auf einer Art von Chemotaxis, was man daraus ersieht, daß der Kern mit einem breiten Fortsatz gegen das Mittelstück der Nebenkörperspindel vorrückt und ihn allmählich umfließt, sich also etwa wie eine Amöbe gegenüber einem Nahrungskörper verhält.

Bei den bisher geschilderten Zellen ist die Spindel anscheinend ein autonomes Organ, das periodisch einen charakteristischen Formzyklus durchmacht. Daß aber eine scharf individualisierte Spindel bei jeder Teilung neu aus dem Cytoplasma entstehen kann, darüber liefert z. B. die Dinoflagellate *Noctiluca* ein Beispiel (CALKINS 1899, DOFLEIN 1900). Auch hier entwickelt sich die Spindel neben dem Kern und wandert unter amöboiden Formveränderungen des letzteren in ihn



Fig. 130. Zelle aus der Wurzelspitze von *Vicia faba* mit Kern im Spiremstadium und Polkappen in verschiedener Ausbildung. TELLYESNICZKY-Fixierung. Vergr. 3000. Nach LUNDEGÅRDH 1912.

hinein, worauf sich die Teilung etwa wie bei den Diatomeen oder *Paramoeba* abspielt. Der wesentliche Unterschied ist also nur der, daß bei *Noctiluca* die Spindelanlage als eine Verdichtung im Cytoplasma herausdifferenziert wird. Es besteht, wie DOFLEIN bemerkt, eine gewisse Analogie zwischen *Noctiluca* und Diatomeen einerseits und den künstlichen Astrosphären (MORGAN, WILSON, S. 289) und normalen Teilungsspindeln in Tiereiern andererseits. Man kann hieraus wenigstens den Schluß ziehen, daß das Spindelphänomen nicht sehr spezifisch ist, weil es sich sowohl an autonomen Anlagen wie an normalen oder künstlichen Entmischungsprodukten abspielt.

Einer bedeutenden Vereinfachung des Spindelbildungsvorganges begegnen wir bei höheren Pflanzen. Obwohl über die Entstehung und die Beschaffenheit der Spindel hier große Meinungsverschiedenheit herrscht und der Vorgang wohl auch, morphologisch gesehen, ziemlich variabel ist, so scheint man jedoch annehmen zu können, daß die Substanz der Kernspindel zum großen Teil aus dem erweiterten Kernraum gebildet wird, der nach der Auflösung der Kernwandung als heller Fleck die Mitte der Teilungsfigur einnimmt. Häufig werden aber noch vor diesem Stadium sog. Polkappen angelegt, d. h. helle, dem Kern gerade unter dem Polplasma ansitzende Kalotten, die nicht selten auch einen zusammenhängenden den Kern einschließenden ellipsoidischen Körper bilden¹⁾. Polkappen können aber auch fehlen, ja es kann

sich die Spindel ausnahmsweise rein intranucleär entwickeln, wie GUIGNARD, WENT, BELAJEFF und STRASBURGER in verschiedenen Objekten gesehen haben. Bei Pilzen ist diese Art der Spindelbildung Regel.

Die Spindel höherer Pflanzen hat also eine gemischte Herkunft. Ihre Gestalt ist sehr wechselnd (LUNDEGÅRDH 1912b, S. 398, 408,

¹⁾ Siehe LUNDEGÅRDH, 1912b, S. 491. Hier die Literatur. Namentlich bei der heterotypischen Spindelanlage scheint auch die Mitwirkung einer inneren Cytoplasmaschicht stattzufinden (a. a. O. S. 486ff).

493 ff.): Es gibt spitze, stumpfe, doppelkonische, tonnenähnliche, zylindrische oder ganz unregelmäßige Spindeln. Ferner kann der

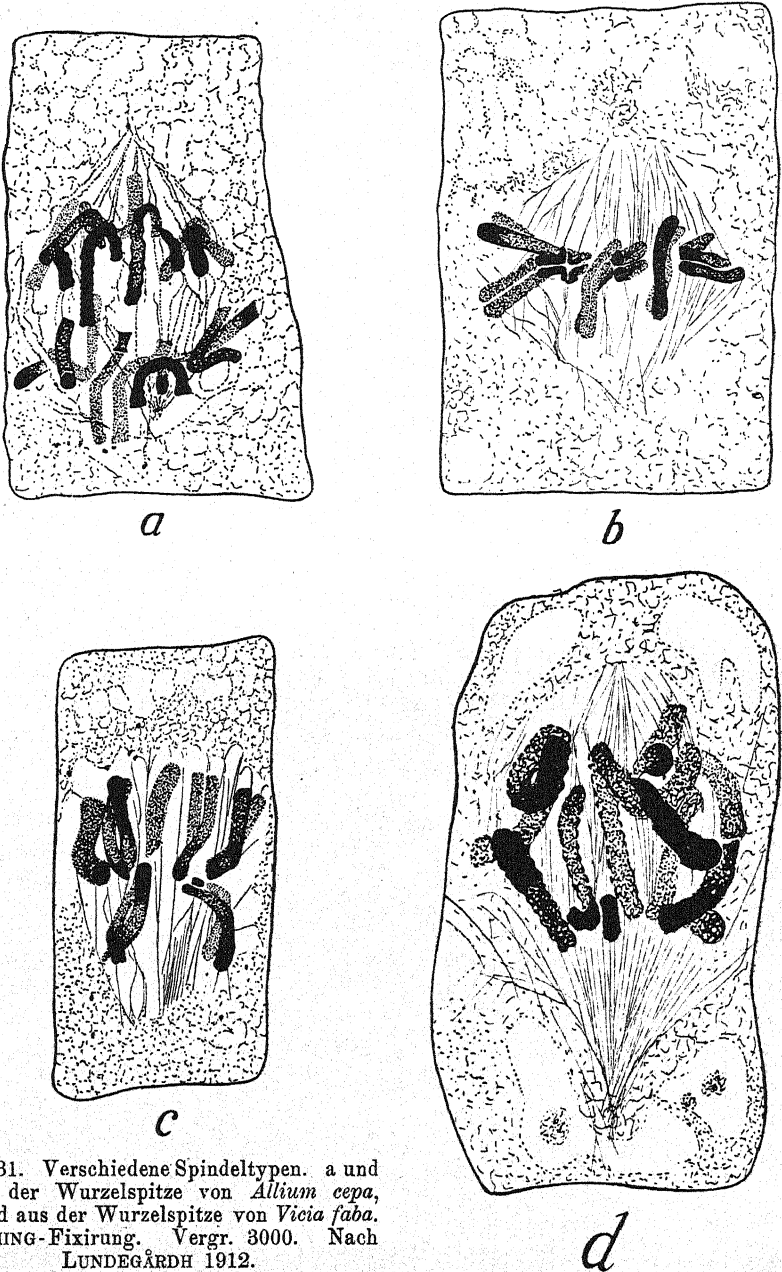


Fig. 131. Verschiedene Spindeltypen. a und b aus der Wurzelspitze von *Allium cepa*, c und d aus der Wurzelspitze von *Vicia faba*. FLEMING-Fixierung. Vergr. 3000. Nach LUNDEGÅRDH 1912.

Spindelraum, der immer hyaliner als das Cytoplasma erscheint, eine mehr oder weniger scharfe äußere Begrenzung aufweisen. So deutlich

wie im Polkappenstadium und gleich nach der Kerngrenzauflösung hebt sich fast niemals die fertige (metaphasische) Spindel vom Cytoplasma ab. In der Regel ist die Grenze der fertigen Spindel ganz diffus, gezackt, und die völlige Durchmischung der Spindelsubstanz mit dem Cytoplasma scheint nur durch die zähe Konsistenz der ersteren verhindert zu werden (Fig. 131).

Fast ebenso wechselnd wie die äußere Gestalt ist die Struktur der Spindel. Zumeist kommt in ihr Längsstreifen, die Spindel-



Fig. 132. Kernteilungsfigur aus der lebenden Wurzel von *Vicia faba*. Gekörnelter Überzug der Chromosomen und Fadenverbindungen ähnlicher Art. Nach LUNDEGÄRDH 1912.

fäden vor, die Zahl, Dicke, Länge und Richtung dieser Fäden ist aber sehr wechselnd, und unter Umständen scheinen die Fäden auch ganz fehlen zu können. Die Beobachtungen über Spindelstruktur leiden unter dem Mangel, daß sie fast immer an fixiertem Material gemacht wurden. Im lebenden Zustand haben nur TREUB und DEMOOR Andeutungen von Spindelfäden gesehen¹⁾. — Theoretisch läßt sich wohl die Entstehung von Spindelfasern auf folgende verschiedene Weisen denken:

Durch Fadenausziehung einer der Chromosomen anhaftenden klebrigen Substanz²⁾. — Auch die in den Polkappen vorkommenden Fäden könnten durch Ausziehung beim Abheben des Cytoplasmas vom Kern etwa in ähnlicher Weise wie bei plasmolytischer Abhebung der Hautschicht (S. 259) entstanden sein.

Durch Strömungen oder durch zwischen den Polen (Polplasmen, Centrosomen) und den Chromosomen herrschende Kraftwirkungen, ebenso wie bei den Pohlstrahlungen (oben S. 285). Schon CARNOY, PLATNER, BÜTSCHLI, BERTHOLD u. a. sahen in den Spindelfäden das Resultat von Strömungen und auch späterhin hat diese Hypothese Anhänger gefunden. Mehr als eine Hypothese ist es kaum, denn es liegen hier, im Gegensatz zur Frage der Polstrahlungen, keine direkten Argumente für die Strömchennatur vor. Auch die vielfach ausgelegte Kraftlinienhypothese entbehrt der tatsächlichen Begründung, obwohl sich natürlich für sie gewisse Argumente anführen lassen. Gleiches gilt für die von VAN BENEDEN, STRASBURGER, GRÉGOIRE u. a. vertretenen morphologischen Theorien. Alle Theorien der Spindelfäden haben den Fehler der Einseitigkeit. Zumeist zielen sie zugleich auf eine mechanische Erklärung der Karyokinese hin³⁾.

¹⁾ TREUB, 1880; DEMOOR, 1894; LUNDEGÄRDH, 1912a. Auch die zoologischen Angaben sind in dieser Beziehung mager.

²⁾ Auf diese Weise entstehen wahrscheinlich die Verbindungen zwischen den in der Anaphase auseinanderweichenden Chromosomen; vgl. LUNDEGÄRDH, 1912a, S. 252, 1912b, S. 399. (Fig. 132).

³⁾ Diskussion der verschiedenen Hypothesen u. a. bei LUNDEGÄRDH, 1912b, S. 499ff.; WILSON, 1906, S. 100ff. Wegen der wechselnden Gestalt usw. der Spindel höherer Pflanzen kann man wohl kaum die Streifung in Analogie mit der Streifung der Diatomeenspindel als kristallinisch-organisch auffassen. — Es ist hier der Ort, darauf hinzuweisen, daß die Mechanik der Mitose bei höheren und niederen Organismen der künftigen Forschung wohl mehrere wesentliche Unterschiede enthüllen wird.

Durch vitale Ausfällung im Sinne einer „Fermentation“ (MATHEWS, s. Anm. 1, S. 289) und „Selbststrahlung“ (A. FISCHER 1899).

Durch Ausfällung bei der Fixierung, wobei die an den Polen befindlichen Mikrosomen und den Chromosomen anhaftenden Körnchen als „Strahlenwecker“ im Sinne A. FISCHERS (1899) wirken könnten (vgl. Fig. 133). Für die reichliche Mitwirkung von Fixierungsartefakten scheint, außer der häufig regellosen Orientierung der Fasern, der Umstand zu sprechen, daß schöne faserige Spindeln häufig in sonst sehr schlecht fixierten Präparaten beobachtet werden¹⁾. —

Was nun die Funktion der Spindel höherer Pflanzen anbetrifft, so wird sie meistens als ein Teilungsorgan aufgefaßt. Im Detail gehen die Meinungen sehr auseinander, je nach den Vorstellungen, die man sich über die Teilungsmechanik bildet. Bezeichnend für die meisten Theorien ist es, daß sie nur die Spindelfäden berücksichtigen. Meiner Meinung nach hat man bisher zu wenig der Eigenschaft der Spindel als Körper Aufmerksamkeit gewidmet. Nicht unwichtig scheinen mir folgende Eigenschaften der Spindel zu sein (LUNDEGÄRDH 1912b, S. 492ff.):

Erstens ihre wahrscheinlich zähe bis gelartige Konsistenz, zweitens ihre Eigenschaft, im Gegensatz zu dem umgebenden Cytoplasma, die Chromosomen nicht aufzulösen²⁾.

Bei Berücksichtigung dieser Punkte kann man sich nicht dem Gedanken verschließen, daß die Spindel vielleicht kein aktives Teilungsorgan sei, sondern nur ein geeignetes Medium, in dem die Chromosomenverlagerung einen von Strömung und chemischer Beeinflussung ungestörten Fortlauf haben kann. Die Spindelsubstanz dürfte auch ein geeignetes Medium für die bei der Wanderung der Chromosomen tätigen Kräfte sein. Die zumeist ausgezogene Gestalt der Spindel weist auf eine „Affinität“ zu den Polplasmen hin, die Spindel fügt sich also der maßgebenden Symmetrie des um die Kernteilungsfigur befindlichen Plasmas ein³⁾. Irgendwelches aktives Wachstums-

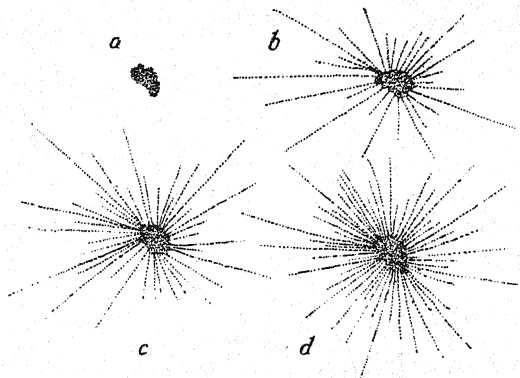


Fig. 133. „Fremdstrahlung“ von 2,5proz. Deuteroalbumose, schwach-sauer, mit 1proz. Osmiumsäure, unmittelbar unter Mikroskop beobachtet. a—d aufeinander folgende Stadien. Nach A. FISCHER 1899.

¹⁾ Näheres über Fixierungsartefakte u. dgl. in meiner erwähnten Abhandlung.
²⁾ Ins Körnerplasma oder an die Pole gekommene Chromosomen werden bald vakuolisiert und deformiert.

³⁾ Hierin stimmt sie mit dem Kern überein. Wenn Polkappen fehlen, wird dieser zwischen den Polplasmen ausgestreckt (LUNDEGÄRDH, 1912b, S. 391, 408). Entsprechend der diffusen Begrenzung und Ausdehnung der Polplasmen sind die Spindelpole häufig stumpf oder mehrspitzig. Die anfangs mehrpolige Spindelanlage der heterotypischen Kernteilung dürfte auf späterer Ausbildung der Polplasmen beruhen. Die

vermögen oder eine aktive Beteiligung der Spindel an der Schaffung der bipolaren Symmetrie hat man keinen Anlaß anzunehmen. Die Spindel scheint überhaupt nur ein Organ zu sein, das den Einfluß der Polplasma auf die Chromosomen vermittelt. Inwieweit die bei niederen Pflanzen vorkommenden Spindeltypen eine andere und aktivere Aufgabe bei der Teilung haben, wollen wir hier nicht erörtern.

c) Der Phragmoplast¹⁾. Unter diesem Namen verstehen wir einen linsenförmigen, mehr oder weniger deutlich begrenzten Körper, der zwischen den sich rekonstruierenden Tochterkernen entsteht und in dem die neue Scheidewand angelegt wird.

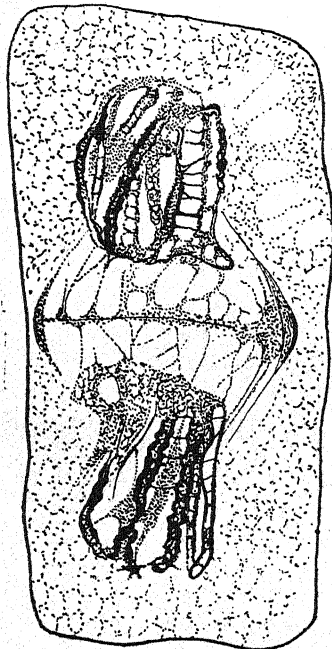


Fig. 134. Telophase aus der Wurzel von *Vicia faba*. Phragmoplast. FLEMMING-Fixierung. Vergr. 3000.

Nach LUNDEGÅRDH 1912.

Während BERTHOLD (1886, S. 187) glaubte, daß der Phragmoplast durch Einwanderung der peripheren Plasmaschichten entstünde, wiesen ZACHARIAS und spätere Forscher nach, daß er sich aus dem Spindelraum bzw. dem hellen Raum, in dem die Metaphasechromosomen liegen, entwickelt. Der Phragmoplast nimmt anfangs nur den Raum zwischen den Kernen ein, erweitert sich aber allmählich, bis er die Zellwände berührt. In Übereinstimmung hiermit erfolgt die Wandbildung zentrifugal. In größeren Zellen erfolgt statt dessen eine Bewegung der ganzen Kernfigur von der einen Seite der Zelle zur andern²⁾. Nach vollzogener Leistung verschwindet der Phragmoplast und macht einem anfangs körnigen oder grobwabigen Plasma Platz. Bei zentrifugaler Wandbildung beginnt die Destruktion in der Mitte und kann recht weit gegangen sein, ehe die peripheren Teile ihre Aufgabe vollbracht haben.

Der Phragmoplast ist also ein recht ephemeres Ding. Doch kann er unter Umständen recht lange bestehen, z. B. in Endospermanlagen. Wie NĚMEC (1910, S. 97, 117) nachgewiesen hat, funktioniert an den radialen Wandanlagen im Endosperm von *Corydalis pumila* der Phragmoplast viel länger als sonst, indem sich unterdessen der Kern der ursprünglichen Zelle mehrmals teilen kann. Es macht den Eindruck, als ob diese persistierenden Phragmoplasten etwas unabhängiger von den Kernen seien. Es ist auch eine im Endosperm häufige Erscheinung, daß Phragmoplasten zwischen zwei Gruppen von Kernen angelegt werden, woraus dann mehrkernige Zellen resultieren.

Spindelsubstanz verhält sich etwa wie eine Amöbe, die bei allseitiger Reizung ringsum Pseudopodien ausstreckt, bei lokaler Reizung dagegen Vorsprünge in gewisser Richtung bildet. (Näheres über die hier angedeutete Auffassung s. LUNDEGÅRDH, 1912b, S. 485—496.)

¹⁾ Siehe LUNDEGÅRDH, 1912b, S. 476 ff. Der Name rührt von L. ERRERA her.

²⁾ Lehrreiche Beispiele solcher succedanen Wandbildung sind die *Chara*-Zellen, die großen Calluszellen (SCHÜRHOFF, 1906) u. a.

Die Gestalt und Struktur des Phragmoplasten ist wechselnd. Auch betreffs der Entstehung scheint es kein allgemein gültiges Schema zu geben. Im vielkernigen Wandbelag des Endosperms können Phragmoplasten nachträglich (wohl durch eine Art Entmischung) angelegt werden, also ohne Beziehung zur Teilungsspindel (NĚMEC 1910, S. 97). Es gibt aber Endosperme, in denen die Wandbildung anscheinend ohne Phragmoplaste erfolgt, so daß diese nicht als Wandbildungsorgane par préférence anzusehen sind.

Die Bedeutung des Phragmoplasten ist wohl, wie bei der Spindel, darin zu suchen, daß er Vorgänge erleichtert, die auch ohne ihn stattfinden könnten. Diese vermittelnde Rolle des Phragmoplasten besteht wohl darin, daß in ihm die primäre Zellplatte die nötige Stütze findet. Seine relativ hyaline Substanz ist wohl auch günstig für das Entstehen der so typischen „Verbindungsfäden“, die wohl in Analogie mit den Polstrahlen als feine Strömungen aufgefaßt werden sollen¹⁾. Die gegenseitigen stofflichen oder energetischen Beziehungen zwischen den Tochterkernen, die sich auch bei ausbleibender Wandbildung in Strahlungen (FITTING 1900) oder äquatorialer Ansammlung von Einschlußkörpern kundgeben, finden wohl in der Phragmoplastensubstanz ein vorzügliches Medium. Daß die Wechselbeziehungen zwischen den Kernen für die Streifung und Erhaltung des Phragmoplasten überhaupt verantwortlich sind, ersieht man daraus, daß der letztere gleich nach der Wandanlage verschwindet.

VI. Cytosomen²⁾.

Unter diesem Namen fassen wir die in Größe oder Gestalt oder physikalischen Eigenschaften sich von der feineren Struktur des Cytoplasmas unterscheidenden Bildungen zusammen. Da die mikrochemischen Kenntnisse noch zu gering sind, um Charakteristika abzugeben, müssen wir uns lediglich an morphologische Kennzeichen halten, und hiermit ist auch gesagt, daß es keine scharfe Grenze zwischen der feineren und der größeren Cytoplasmastruktur gibt und daß die Cytosomen — wie die Mikroplasmata (Seite 65) — eine chemisch und physiologisch sehr heterogene Gruppe darstellen. Man kann von vornherein erwarten, hier sowohl Organe bezw. alloplasmatische Strukturen wie ergastische Körper zu finden. Es ist derzeit nicht möglich, aus den vorliegenden Angaben in der Literatur ein klares Bild von der Beschaffenheit der

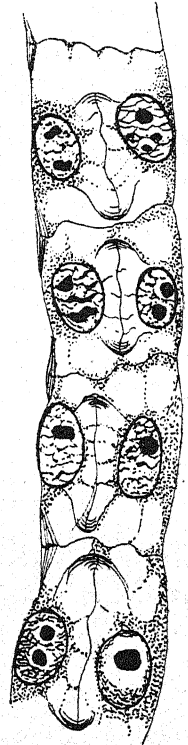


Fig. 135. Permanente Phragmoplaste an der Innenfläche der Endospermanlage von *Ranunculus ficaria*.

Nach NĚMEC 1910.

¹⁾ Vgl. TREUB, 1880, S. 18. — Ob die „Fäden“ der Zellplatte Material direkt zuführen, wie STRASBURGER und BERTHOLD glaubten, ist zweifelhaft (vgl. TREUB, 1880; ZACHARIAS, 1888, S. 56).

²⁾ Hierher gehören vor allem die sog. Chondriosomen. Über die vielen Synonymen und besonderen Benennungen siehe z. B. SCHMIDT, 1912.

Cytosomen zu gewinnen und es mag mit Nachdruck betont werden, daß wir mit diesem Namen keine theoretischen Vorstellungen verknüpfen¹⁾. Es bleibt also abzuwarten, ob die Behauptung von MEVES u. a., daß die „Chondriosomen“ (Plastosomen) Vererbungsträger seien oder mit allerlei zellphysiologischen Aufgaben (Sekretion usw.) be-

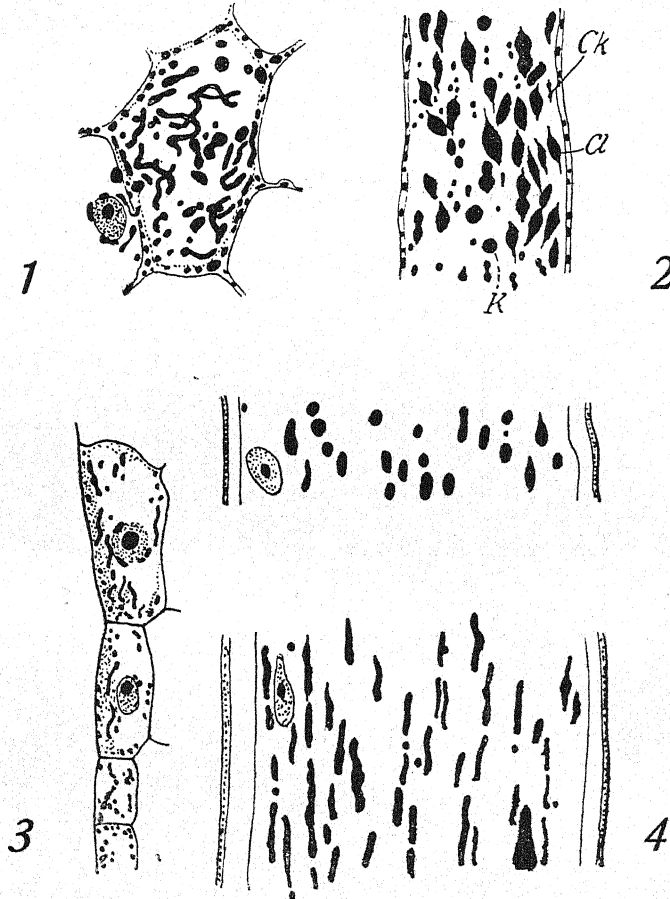


Fig. 136. Cytosomtypen. 1 Zelle aus dem inneren Markgewebe von *Asparagus officinalis*: Chloroplasten mit gestreckten Teilungsfiguren, kurze und lange Cytosomen. 2 Desgleichen aus einer Gefäßanlage. 3 *Achlya*. 4 *Vaucheria*. Cl = Chloroplasten. Ck = Cytosomen. Nach RUDOLPH 1912.

traute Organe vorstellten, sich bewahrheiten soll oder nicht. A priori kann man natürlich nicht die Möglichkeit abweisen, daß sich unter den Cytosomen etwa den Chromosomen entsprechende Dinge verbergen, obwohl diese Möglichkeit allerdings keine sehr wahrscheinliche ist. Es ist eine an sich interessante Tatsache, daß Chondriosomen bei der

¹⁾ Über Chondriosomen in der Tierzelle s. BENDA, 1902, 1914; DUESBERG, 1911; A. MEYER, 1920, S. 151.

Befruchtung durch das Spermatozoid ins Ei mitgebracht werden. Aber dies beweist ja nichts über ihre Funktion.

Überhaupt wuchern die Hypothesen außerordentlich kräftig im Gebiet der Chondriosomen-Lehre, und man begegnet auf jedem Schritt Versuchen, aus der Lage, der Färbbarkeit und der Form der Körper Rückschlüsse auf ihre Funktion zu ziehen, deren Unhaltbarkeit aufzuweisen meist keine sonderliche Mühe verlangt. Die Chondriosomen-Lehre brachte eine Wiederbelebung der Denkweise aus der Karyologie in den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts. Die geformten Bildungen im Cytoplasma waren denjenigen sehr willkommen, die sich bemühten, die vielen Funktionen der Zelle in sichtbare Strukturen zu verlegen, um sie hierdurch sozusagen greiflicher vorstellen zu können.

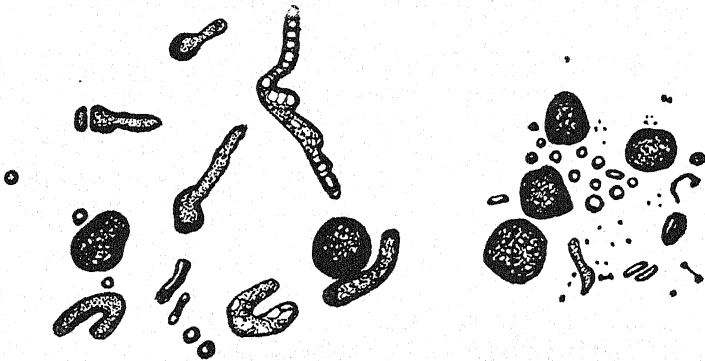


Fig. 137. Cytosomen („Allinante“) aus dem Assimilationsparenchym von *Mesembryanthemum linguiforme*. Die großen schwarzen Körper sind Chromatophoren. Vergr. 2100. Nach A. MEYER 1920.

Vor allem feierte die Methode der vergleichenden Anatomie auf diesem kleinsten Gebiet ihre letzten Triumphe, indem man die ontogenetische Entwicklung der Chromatophoren, der Anthokyanvakuolen, der Stärkebildner usw. aus den Chondriosomen und somit eventuell aus dem Cytoplasma oder sogar aus dem Kern nachzuweisen glaubte.

Ich habe natürlich nicht die Absicht, die entwicklungsgeschichtliche Methode im Gebiet der Zelle zu verurteilen, ich möchte nur hervorheben, daß das direkte Verfolgen der Entwicklung der geformten protoplasmatischen Bildungen angestrengteste Aufmerksamkeit und sehr entwickelten kritischen Sinn erfordert, namentlich da das lebende Material in vielen Stücken versagt und man also aus den (außerdem immer mangelhaft konservierten) Präparaten den wahren Vorgang herauskonstruieren muß. Die an sich recht verdächtigen und vielfach schon direkt widerlegten Ansichten über die Emanation der Chondriosomen bzw. Chromidien aus dem Kern, über die cytoplasmatische Herkunft der Chromatophoren usw. beweisen zur Genüge, daß man unkritisch verfahren ist, auch wenn solche grobe Täuschungen, denen z. B. ALTMANN betreffs seiner Granula zum Opfer gefallen ist, heutzutage wohl zu den Seltenheiten gehören.

Die Kenntnisse der Cytosomen sind in jüngster Zeit namentlich durch die Untersuchungen A. MEYERS (1920, S. 114ff.) befördert worden. Er ist auch bestrebt, ihre chemische Natur zu enthüllen und ist auf Grund mikrochemischer Reaktionen zu

dem Resultat gekommen, daß sie vielfach aus Eiweißkörpern von bestimmter Reaktion bestehen. Er nennt den Stoff „Allin“ und die Körper „Allinante“ („Ant“ bedeutet nach A. MEYERS Definition, 1920, S. 34, einen mikroskopischen Körper, der größer als $0,09 \mu$ ist). Er schreibt den „Allinanten“ eine ähnliche Bedeutung für das Cytoplasma zu, wie sie die Nucleolen für den Kern haben.

Derzeit scheint es mir etwas verfrüht, nur auf Grund der immer unsicheren mikrochemischen Reaktionen ein abschließendes Urteil über alle diejenigen Körper, die als Chondriosomen, Mitochondrien, Plastosomen, Chromidien, Grana usw. bezeichnet worden sind, zu fällen. Die Benennung „Allinante“ scheint mir ein Vorderhandsurteil zu enthalten. Tatsächlich lehren A. MEYERS Untersuchungen nicht mehr, als daß unter den Cytosomen in gewissen Fällen Körper von eiweißähnlicher Natur vorkommen. Da aber tatsächlich Eiweißkörper überall in der Zelle vorkommen und die mikrochemischen Reaktionen keinen Aufschluß über sogar weitgehende stoffliche Differenzen zu geben vermögen, scheint es mir, daß wir noch sehr weit davon entfernt sind, mit Berechtigung auf eine chemische Nomenklatur greifen zu können. Wenn man überhaupt alle die größeren Strukturen (ausgenommen deutlich ergastischer Gebilde) unter einem gemeinsamen Namen besprechen will, kann dieser nur ganz „neutral“ sein. Der Name „Cytosom“ ist in Analogie mit der Benennung „Karyosom“ gebildet und soll einen geformten Inhaltbestandteil des Cytoplasmas bedeuten. Es bleibt dann der künftigen chemischen und physiologischen Forschung vorbehalten, diese Benennung durch adäquatere Termini zu ersetzen.

1. Vorkommen und Gestalt¹⁾. Strukturen, die sich von der Grundmasse des Cytoplasmas durch Größe, Lichtbrechung (bezw. Farbspeichungsvermögen nach Fixierung) oder Gestalt abheben, gibt es wohl in der überwiegenden Mehrzahl der Pflanzenzellen.

Zuerst zu nennen sind die als Chondriosomen, Mitochondrien, Plastosomen, Plastochondrien, Chromidien, „Karyoide“, „Vibrioide“ usw. bezeichneten Bildungen. Es sind stark färbbare Kugeln, gerade oder gekrümmte Fäden, biskuitförmige, wurstähnliche oder ganz unregelmäßige Körper, die sich zumeist nur mit den „Chondriosomen“-Methoden (vgl. unten) fixieren lassen.

Dergleichen Cytosomen sind fast überall im Pflanzenreich nachgewiesen worden. Bei einigen Gruppen scheinen sie zu fehlen: Bakterien und Myxophyceen nach GUILLIERMOND (1911, 1911a). Jedoch ist zu bemerken, daß verschiedene Forscher für ein und dasselbe Objekt häufig widersprechende Angaben machen. So fanden RUDOLPH (1912) und GUILLIERMOND (1916) bei *Spirogyra* keine „Chondriosomen“, wo sie aber MEYER (1920, S. 428) nachwies. Tatsächlich scheint das Auftreten der Cytosomen bisweilen mit dem Ernährungsleben der Zelle zusammenzuhängen (vgl. unten), ferner sind sie sehr empfindlich gegen Eingriffe.

Bei verschiedenen Algen haben BERTHOLD (1886, S. 60), ZIMMERMANN (1893), RUDOLPH (1912), PALLA (1894), LAUTERBORN (1896), MOREAU (1915), SVEDELIUS (1911) Cytosomen gesehen.

Über Pilze liegen Angaben von BERTHOLD (1886, S. 60), SWINGLE (1898), LAGERHEIM (1899), A. MEYER (1904), GUILLIERMOND (1911a, 1913b), RUDOLPH (1912), LEWITZKY (1913), JANSSENS (1912) usw. vor.

Moose: SCHERRER (1913), SAPEHIN (1913b), BORESCH (1914, S. 97; hier weitere Literatur), A. MEYER (1920, S. 118).

Farne und Phanerogamen: ZIMMERMANN (1893), MIKOSCH (1894), SMIRNOW (1906), PENSA (1910, 1911), LEWITZKY (1911, 1912), RUDOLPH (1912), GUILLIERMOND (1911, 1912, 1915, 1916, 1917), MEVES (1915, 1918), NÉMEC (1910), A. MEYER (1920). In Tapetenzellen u. dgl.: SCHNIEWIND-THIES (1893), MEVES (1904), TISCHLER (1904), BEER (1905), BONNET (1911), ARNOLDI und BÖNICKE (1911). Embryosäcke: BOUIN (1898), ORMAN (1912; hier weitere Literatur).

¹⁾ Vgl. die zusammenfassenden Darstellungen von LUNDEGÅRDH, 1910, 1912c; E. W. SCHMIDT, 1912, 1913; A. MEYER, 1920, S. 114ff.

Außer diesen Bildungen gibt es nun aber eine Reihe Strukturen, die sich nicht deutlich von der Grundstruktur des Cytoplasmas abheben, sondern mit dieser zusammenhängen oder aus ihr hervorgegangen zu sein scheinen. Hierher gehören viele schon früher beschriebenen Fibrillen, Fäden, Strahlungen usw., die man vielleicht besser als besondere Zustände der normalen Cytoplasmastruktur betrachtet, was um so leichter geht, als diese „normale“ Struktur keineswegs monomorph ist (s. S. 252). Unsere Darstellung wird sich zuerst mit diesen feineren auf der Grenze zur normalen Cytoplasmastruktur stehenden Bildungen beschäftigen, um später zu den eigentlichen Mitochondrien überzugehen. Als eine letzte Gruppe führen wir die ganz speziellen oder abnormen Strukturen auf.

a) Feine fibrilläre, im fixierten Zustand mit dem Gerüstwerk zusammenhängende Strukturen haben wir schon früher geschildert (S. 252 und S. 286). Wie wir an den betreffenden Stellen hervorgehoben haben, handelt es sich, auch wenn man die kinetischen Strahlungen als besondere Gruppe aussondert, um Dinge, über deren Natur sich kaum mehr aussagen läßt, als daß sie auf verschiedenem Wege zustandekommen können: als gestreckte Wabenwände, als Strömungen, als Körnchenreihen, als dünne Flüssigkeitsfäden, wohl auch als Fibrillen festerer Konsistenz. Es seien hier noch folgende Angaben erwähnt.

BOUIN (1898) beschreibt Fibrillen im Embryosack von *Lilium*, *Eritillaria*, *Tulipa* um den Kern; sie sollen sich später voneinander lösen („individualisieren“) und im Cytoplasma zerstreut werden. „Kinoplasma“-Strahlungen um den Kern der Embryosackmutterzelle beschrieben SCHNIEWIND-THIES (1893), STRASBURGER (1908) u. a. (vgl. auch S. 288).

NORÉN (1907) fand eigentümliche Strahlungen um „Centren“ in der Embryosackmutterzelle von *Juniperus communis*. In den Synergiden und den Antipodzellen sind auch Fibrillen vielfach beobachtet (Lit. in COULTER and CHAMBERLAIN 1903; ORMAN 1912, S. 377).

Besonders eingehend wurden die Cytoplasmastrukturen studiert von ORMAN, der dieselben Objekte wie BOUIN benutzte. Er fand, daß es sich nicht, wie letzterer glaubte, um Fäden, sondern um Lamellen handelt (also noch ein Beispiel auf die Unzuverlässigkeit der Angaben über „Fibrillen“, vgl. S. 255), die wegen Alteration seitens der sonstigen hochempfindlichen Einschlüsse (Lipoidballen, Mitochondrien) leicht durch die Reagentien in entstellter Form dargestellt werden. Sie bilden zusammen die Grundstruktur des Cytoplasmas und stellen kein „aktives Bildungsmaterial“ („protoplasme supérieur“ im Sinne PRÉNANTS) vor. Es ist gut möglich, daß sich auch andere Angaben über „Fibrillen“ bei näherer Untersuchung als Teile des Gerüstwerks enthüllen werden¹⁾.

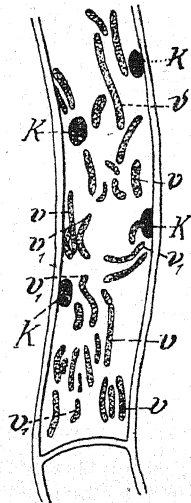


Fig. 138. Zelle von *Ascoidea rubescens* mit Kernen (K) und Cytosomen („Vibrioidea“, v). Nach LAGERHEIM 1899.

¹⁾ Daß fädige Differenzierungen mit gewöhnlichen Plasmafäden oder Falten des Wandplasmas verwechselt werden können, wurde oben S. 256 geschildert.

Sowohl die Weite der Maschen (Waben) wie ihre Form kann nach ORMAN wechseln. Wir müssen behaupten, daß es keine untere Grenze der Maschenweite gibt. Daß nun anderseits die geformten Bestandteile des Cytoplasmas als isolierte oder verzweigte Fäden auftreten können, scheint aus den Nachuntersuchungen über das Mitom FLEMMINGS hervorzugehen.

Auf botanischer Seite sind solche fädige Elemente u. a. von LAUTERBORN (in Diatomeen) und neuerdings von LEWITZKY (im *Helodea*-Blatt) nachgewiesen.

LAUTERBORN (1896, S. 22) charakterisiert den Bau des Diatomeenplasmas als „fibrillär-wabig“. Außer der körnig-wabigen Struktur kommt nämlich bei verschiedenen Diatomeen im Wandplasma ein Geflecht feiner Plasmafäden vor. Die Fäden erstrecken sich in gewundenem und geschlängeltem Verlauf von den Enden der Zelle bis zur zentralen Plasmamasse hin und sind durch Anastomosen verbunden, wodurch ein unregelmäßiges Netz- oder Flechtwerk zustande kommt (siehe Fig. 26). Die Fäden sind im Querschnitt rund und führen langsame, häufig pendelnde Bewegungen aus.

Ähnliche Fäden beobachtete FRANK SCHWARZ (1887) in einer großzelligen *Spirogyra*. In den *Helodea*-Zellen ist nach LEWITZKY (1912) das ganze Cytoplasma mit längeren oder kürzeren, geraden oder gebogenen Fäden erfüllt, die die Grundstruktur bilden sollen.

Die Beobachtungen der beiden letzten Forscher haben den Vorzug, daß sie an lebendem Material gemacht wurden. Hierdurch war es auch möglich, ihre Fixierbarkeit zu untersuchen. LAUTERBORN und LEWITZKY notieren übereinstimmend die leicht eintretende vakuolige Degeneration der Fäden, wodurch das Plasma eine abnorme Alveolarstruktur bekommt. Die beste Fixierung gewährte nach LAUTERBORN FLEMMING-Gemisch und Sublimat, nach LEWITZKY zerstörte dagegen Sublimat die Strukturen, woraus man ersieht, daß verschiedene Objekte sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten.

Die physiologische Bedeutung der Fibrillen entzieht sich gänzlich unserer Erfahrung. Die Strukturen in Embryosackzellen, Drüsenzellen, Gallen usw. sind von verschiedenen Forschern mit der speziellen cytoplasmatischen (ev. sekretorischen) Tätigkeit in Verbindung gesetzt worden¹⁾.

Zu erwähnen ist hier endlich das sogen. Coenocentrum in dem Oogonium der Peronosporaceen (WAGER, STEVENS, RUHLAND 1904). In der aus sehr dichtwabigem Protoplasma bestehenden Oosphäre entsteht nach dem Beginn der Karyokinese eine undeutlich begrenzte, besonders stark Farbstoffe speichernde Anhäufung von Plasma, das sehr reich an Fett und Proteinstoffen ist. Das umgebende Cytoplasma wandert allmählich in das Coenocentrum ein, so daß dies von großen Vakuolen umgeben wird. Das Centrum kontrahiert sich und sendet vorübergehend feine, fädige Strahlen aus. Nach der Befruchtung verschwindet das Coenocentrum wieder.

β) Die eigentlichen Chondriosomen sind im Cytoplasma eingeschlossene Körper, die keine Beziehung zur Grundstruktur verraten und auch kein zusammenhängendes Gerüst bilden.

¹⁾ Über Fibrillen in Tierzellen siehe die Werke von HEIDENHAIN, 1907—1912; GURWITSCH, 1904; O. HERTWIG, 1909 u. a.

Aber schon mit dieser Definition wird keine ganz scharfe Abgrenzung der Chondriosomen gegenüber der eigentlichen Cytoplasmastruktur erreicht, weil auch letztere aus dispersen Elementen bestehen kann (S. 244). Ferner können sich wohl auch ursprünglich zusammenhängende Fäden voneinander lösen („individualisieren“). Endlich könnten durch Entmischung die feinen Elemente des Metaplasmastrüts zu größeren Körpern zusammengehen. Alles dieses macht, daß an eine morphologische Abgrenzung der Chondriosomen von den vorher beschriebenen Bildungen nicht zu denken ist, diese muß vielmehr der physiologisch-chemischen Analyse überlassen werden.

Wie schwierig eine rein morphologische Analyse sein kann, wenn sie ernst ins Detail getrieben wird, ersieht man aus der Arbeit ORMANS (1912). Dieser Forscher hat in dem Embryosack von Liliaceen mittels der Mitochondrienmethoden (s. unten) Mitochondrien nachgewiesen, von denen er aber nicht entscheiden konnte, ob sie Elemente des Gerüstwerks oder embryonale Chromatophoren oder ergastische Bildungen seien.

Die Unsicherheit der Nomenklatur wird noch mehr vermehrt dadurch, daß viele Anhänger der modernisierten Mitomlehre FLEMMINGS (z. B. MEVES, LEWITZKY u. a.) das Cytoplasmastrüts einfach aus Mitochondrien aufgebaut erklären. Wie zumeist vermag auch hier die üppige Namenbildung nicht den Mangel an Tatsachen zu verdecken.

Die Chondriosomen werden als kugelige, gestreckte oder fadenförmige, bisweilen verzweigte, flexible und bewegliche Körper beschrieben, die sich im fixierten Zustand durch Farbespeichungsvermögen auszeichnen, dagegen Vitalfarben nur schwach annehmen¹⁾.

Sie sind meist klein. A. MEYER (1920, S. 116) gibt folgende Maße an: *Tradescantia*: häufigst Stäbchen von 0,7 μ Dicke und 1,5 μ Länge. *Allium*: Körner von 0,5–0,7 μ Durchmesser und Stäbchen von 0,35 μ Dicke und bis 0,8 μ Länge. *Polygonatum*: Körner von 0,6–1 μ Durchmesser, Stäbchen von 1,5–1,6 μ Länge. *Polytrichum*: Körner von 0,5–1,7 μ Durchmesser, Stäbchen von ungefähr 0,3 μ Dicke und 4 μ Länge.

Die „Vibrioiden“ in den Zellen von *Ascoidea rubrum* haben nach LAGERHEIM (1899, S. 6) einen Durchmesser von 0,5 μ und eine Länge von 2–20 μ . Die Enden scheinen abgerundet zu sein. Sie sind schwach lichtbrechend, aber nicht doppelbrechend.

PALLAS (1894) „Karyoide“ sind kleine ($1\frac{1}{2}$ –2 $\frac{1}{2}$ μ) linsenförmige Körper, die den Chromatophoren in der Konjugatenzelle anliegen.

ZIMMERMANN (1893) „Nematoplasten“, die er auch lebend in Zellen von *Momordica elaterium* sah, sind schwach lichtbrechende, häufig wellig gebogene Stäbchen. Die von PFEFFER (1888) als „Grana“ (wohl auch die von ZIMMERMANN, 1893, als „Granula“) bezeichneten stark lichtbrechenden Körper sind von kugelig oder ellipsoidischer Gestalt, doch werden sie gelegentlich langgestreckt, nicht selten auch bogig gekrümmt, können zerreißen usw. (PFEFFER, 1888, S. 253 über Wurzelhaare von *Trianea bogotensis*). — Die von der Kugelform abweichenden Gestalten werden ihnen nach PFEFFER passiv durch Strömungen aufgeprägt. Ähnlich äußert sich A. MEYER (1920, S. 116) über seine fadenförmigen „Allinanten“. Bei den Allinanten von *Allium cepa* kann man „stets erkennen, daß die Krümmungen durch die Plasmaströmungen verursacht werden“ (A. MEYER, 1920, S. 124). Es scheint mir, als ob man doch wohl nicht a priori eine „aktive“ Formbildung, etwa in Analogie mit flüssigen Kristallen oder Tropfen, die „anhomogene Oberflächenspannung“ zeigen, leugnen könnte.

¹⁾ GUILLIERMOND (C. R. l'Acad. Scienc. 164, S. 610) erzielte jedoch Vitalfärbung in Dahliaviolett und Janusgrün. A. MEYER (1920, S. 128) prüfte mit Erfolg auch Neutralrot und Trypanblau auf die *Allium*-Cytosomen.

CRATOS (1896) „Physoden“ sind bläschenartige Gebilde, die sich in den von ihm angenommenen Cytoplasma- („Plastin“-) Lamellen (vgl. S. 256) befinden und sich hier amöboid bewegen sollen. Aus den schematischen Abbildungen CRATOS ist nichts weiteres über diese Dinge zu entnehmen. Nach KYLIN (Ber. Deutsch. bot. Ges. 1918, 10) sind die Physoden Fucosanblasen. — Zu nennen sind hier endlich die eigentümlichen „Doppelstäbchen“ im Diatomeenplasma (LAUTERBORN 1896).

Was nun die seit 1904 zumeist als „Chondriosomen“ beschriebenen Dinge anbetrifft, so pflegen sie in jungen Embryonalzellen als Kugeln oder Doppelkugeln aufzutreten, um sich später beim Wachstum der Zelle zu strecken und an Masse zuzunehmen (PENZA, LEWITZKY, GUILLIERMOND u. a.). In fertigen Zellen haben sie zumeist Fadenform und können lebhaft Bewegungen und Wanderungen vornehmen (GUILLIERMOND 1917, S. 643; BORESCH 1914), wobei sie sich teils

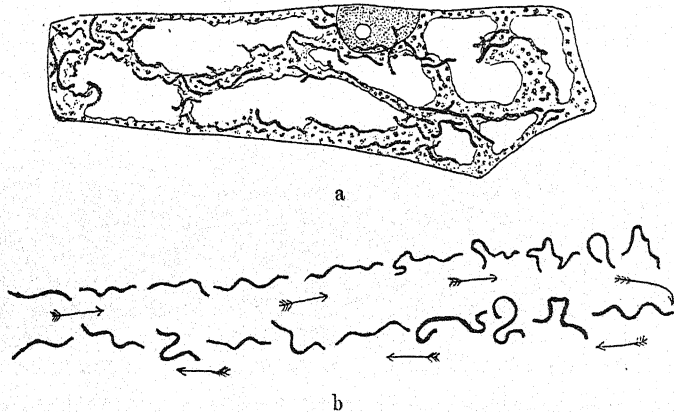


Fig. 139. Cytosomen in den Blumenblattzellen von *Tulipa*; b gibt die Bewegungen eines Chondriosoms wieder. Nach GUILLIERMOND.

aktiv zu bewegen scheinen, teils passiv von dem strömenden Cytoplasma mitgeschleppt werden. In den Wurzelspitzen von *Cucurbita pepo* sind die Bewegungen nach meiner Erfahrung sehr schön zu beobachten. Ein besonders günstiges Objekt für Lebendbeobachtung soll nach GUILLIERMOND die Blütenepidermis von *Tulipa* sein.

Eigenschaften. Ein übereinstimmendes Merkmal aller Chondriosomen ist eine große Empfindlichkeit gegenüber Beeinflussungen allerlei Art. Interessant sind jedenfalls die Befunde ORMANS (1912, S. 384ff.), daß die Mikroplasmafäden und die Mitochondrien sich ganz verschieden gegenüber ein und demselben Fixierungsmittel verhalten. Hiermit stimmt auch die vielfach wiederkehrende Erfahrung überein, daß zur Erhaltung der Mitochondrien ganz besondere Methoden erforderlich sind.

GUILLIERMOND (1918), der Vergleiche mit lebendem Material anstellte, kommt zu dem Resultat, daß nur die Methoden von ALTMANN und besonders von BENDA und REGAUD die Chondriosomen so naturgetreu wie möglich erhalten (vgl. auch LEWITZKY 1912). Die übrigen Fixierungsflüssigkeiten ordnen sich in zwei Gruppen, von denen die erste (Pikrinsäure, Sublimat, FLEMMINGSche Flüssigkeit u. a.) mittelmäßig (unter Schrumpfung) fixiert und die zweite (Alkohol, ZENKERS,

CARNOYS Flüssigkeiten u. a.) ganz unbrauchbar sind. Als Degenerationserscheinung des Chondrioms tritt ganz allgemein Vakuolisierung auf. In schlecht fixierten Präparaten bekommt man deshalb künstlich Waben- und Netzstrukturen (vgl. S. 250). Auch ein körniger Zerfall wurde beobachtet (GUILLIERMOND 1917, S. 726)¹⁾. Schon höchst unbedeutende Änderungen des osmotischen Druckes sind hinreichend, einen Zerfall der Mitochondrien zu verursachen (GUILLIERMOND 1917, S. 919).

Auch verschiedene chemische Eingriffe bringen Zerfall der Fäden mit sich, wie dies namentlich BORESCH (1914) an den diesbezüglichen

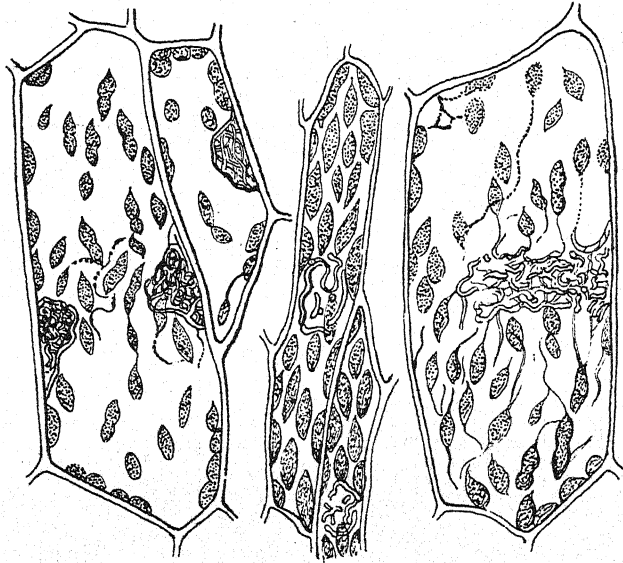


Fig. 140. Cytosomen und Chloroplasten in den Zellen von *Funaria*.
Nach BORESCH 1914.

Strukturen in Zellen von Laubmoosen u. a. Kryptogamen fand. Bei Zusatz verdünnter Lösungen von Alkaloiden, Fettsäuren, Alkoholen usw. zerfielen die Fadenbildungen in feine Tröpfchen, wobei als charakteristische Zwischenstufen myelinartige, ringförmige usw. Gestalten auftraten. Nach dem Auswaschen des Stoffes ging das Phänomen zurück, die Tröpfchen vereinigten sich wieder zu Fäden unter Durchlaufen derselben Zwischenstadien in umgekehrter Reihenfolge. Rückbildung kann noch bei der Anwesenheit des giftigen Agens erfolgen²⁾.

¹⁾ Vielleicht beruhen MEVES' Angaben über Sekretbildung aus Chondriosomen auf solchen Degenerationsphänomenen (MEVES 1918, S. 445). Ausführliche Angaben über die Fixierung, Färbung, Mikrochemie usw. bei A. MEYER, 1920.

²⁾ BORESCH hat auch andere fadenähnliche Strukturen beobachtet, die in Beziehung zum Kern und den Chromatophoren stehen und an die von LIDFORSS u. a. beschriebenen „Kinoplasmafäden“ erinnern (SENN, 1908, S. 295; KNOLL, 1908; LINDBAUER und ABRANOWICZ, 1909). Es scheint jedoch noch nicht ausgemacht zu sein, ob es sich hier um mikropasmatische oder ergastische Bildungen oder um gewöhnliche Cytoplasmafäden oder -Falten handelt (vgl. ÅKERMAN, 1915).

Die von BORESCH beschriebenen Veränderungen¹⁾ gehören offenbar zu einem anderen Typus als die vakuolige Degeneration, die sehr an die S. 276 geschilderten Befunde von KLEMM, DEGEN u. a. erinnert. Was die chemische Natur der Cytosomen betrifft, von der allein ein tieferes Verständnis ihres Verhaltens erwartet werden kann, so haben die meisten Autoren nichts mitzuteilen. Denn färberisches Verhalten beweist ja an sich nichts. Eine Anzahl Angaben in den letzten Jahren weisen mit immer größerer Bestimmtheit darauf hin, daß viele Mitochondrien Lipoidnatur haben. Zoologischerseits sind zu nennen Arbeiten von REGAUD, POLICARD, BANG, SJÖVALL u. a. Auf botanischer Seite vertritt BORESCH auf Grund mikrochemischer Reaktionen eine ähnliche Auffassung. Die Lipoidnatur der Fäden würde auch die von BORESCH u. a. beobachteten Veränderungen als Emulgierungs- und Entmischungsercheinungen begreiflicher machen. LÖWSCHIN hat die Bildung von Myelinformen aus Lezithin verfolgt²⁾. Es bilden sich dabei Körner, stäbchen-, hantel-, rosenkranzförmige Gebilde usw., kurz alle diejenigen Formen, die man als für die Chondriosomen charakteristisch angibt. Unter dem Einfluß von Strömungen im Medium können die Lezithintropfen zu langen Fäden, Spermatozoidformen u. dgl. werden.

Lezithide dürften in jeder Zelle vorkommen (S. 203), deshalb überrascht es nicht, wenn Entmischung (Zusammengehen der fein [ev. kolloidal] suspendierten Fetteile) und Emulgierung (Dispergieren größerer Fettklumpen) sich im Leben dann und wann abspielen würde. Betreffs der Cytosomen ist aber zu bemerken, daß sie recht dauerhaft sind, es dürfte deshalb Schwierigkeiten begegnen, sie als transitorische Myelinformen aufzufassen. Ferner ist ja noch ganz ungewiß, ob in anderen Fällen als den erwähnten die Chondriosomen aus Fett beständen. A. MEYERS Angaben sprechen entschieden in anderer Richtung. Er vertritt die Meinung, daß sie nucleinähnliche Eiweißkörper seien. Übrigens fand auch BORESCH³⁾ in den *Fontinalis*-Fäden einen Rest, wahrscheinlich aus Eiweiß bestehend. Die beobachteten Formveränderungen würden sich wohl auch erklären, wenn die Fäden aus anderen Stoffen (Eiweiß) beständen, und man würde dann auch eine Beziehung zu anderen Plasmafäden herstellen können. Da die Formveränderungen wohl hauptsächlich auf Schwankungen der Oberflächenspannung beruhen und solche auf sehr verschiedene Weise zustandekommen (vgl. auch die flüssigen Kristalle S. 194), so beweist natürlich die äußere Analogie an sich nichts über die stoffliche Natur der Fäden.

Aus dem Gesagten erhellt, daß unsere Kenntnisse der stofflichen Beschaffenheit der Cytosomen sehr unsicher sind⁴⁾. Wahrscheinlich handelt es sich um sehr verschiedene Dinge, denen nur gewisse physikalisch-morphologische Erscheinungen gemeinsam sind⁵⁾. Daß die

¹⁾ Über ähnliche Veränderungen in Tierzellen siehe z. B. HAMMER, Festschr. f. RETZIUS 1912, Nr. 3, BANG u. SJÖVALL, 1910.

²⁾ LÖWSCHIN, 1913. „Myelinformen“ sind die bei der Emulgierung von Fetten als Vorstadien der tropfigen Dispersion auftretenden gebogenen Fäden usw. (vgl. BRÜCKE, 1879).

³⁾ a. a. O. 1914, S. 101.

⁴⁾ NÉMEC, 1910, S. 156ff., behauptet, daß die oft spiralig gerollten Mitochondrien in Gallen usw. Eiweißkristalle sind.

⁵⁾ Nach LÖWSCHIN, 1913, verhalten sich auch die Lezithinfäden Fixierungsflüssigkeiten gegenüber analog den Chondriosomen: sie werden durch Formol, Osmiumsäure und Chromsäure fixiert, zerfallen aber in Essigsäure.

gröberen Strukturen häufig empfindlicher gegen Eingriffe als die feineren sind, könnte damit zusammenhängen, daß die kontraktive und zusammenhaltende Kraft der Oberflächenspannung mit Vergrößerung des Volumens schnell abnimmt¹⁾).

An Hypothesen über die Natur der Chondriosomen hat es, wie vorher erwähnt, nicht gefehlt. Es sei hier beiläufig auf die Hypothesen, welche die Chondriosomen bzw. „Chromidien“ als ausgetretene Chromatin- oder Nucleolarsubstanz ansehen, hingewiesen. Sie haben sich nicht bewahrt²⁾. In gewissen Fällen hat es sich gezeigt, daß die pretendierten Chromidien nichts anderes als Stoffwechselprodukte waren³⁾. Nur in seltenen Fällen ist ein Austritt von Kernsubstanz in das Cytoplasma direkt beobachtet (siehe z. B. RUNNSTRÖM 1914). Chromidien werden aber hierbei nicht gebildet. Ob ähnliche Fälle bei den Pflanzen vorkommen, bleibt zu untersuchen⁴⁾.

Über die von MEVES u. a. vertretene Hypothese, daß die „Plastosomen“ Vererbungsträger des Cytoplasmas seien, sei ebenfalls auf meine frühere Kritik (1910, S. 324ff.) sowie auf das Referat von TISCHLER (1919, S. 386) verwiesen. — Recht verbreitet, namentlich unter den Zoologen, ist auch die Ansicht, daß die Chondriosomen höchst bedeutungsvolle, mit verschiedenen Aufgaben betraute Organe wären. Auf botanischer Seite nennen wir hier namentlich GUILLIERMOND und DANGEARD, welche eine Fortpflanzung der Chondriosomen durch Teilung annehmen. Dies erschließen sie aus beobachteten Furchungszuständen, allein solche kommen ja allen Tropfen zu, und wer vermag zu leugnen, daß solche durch Entmischung entstehen? Wenn daher z. B. MAXIMOW (1916) sagt, daß Neubildung der Chondriosomen aus dem Cytoplasma nicht nachweisbar wäre und daß sie sich deshalb durch Teilung fortpflanzen müssen, so ist dies eine ganz hypothetische Beweisführung, der z. B. BORESCHS Beobachtungen direkt widersprechen. Auch ORMAN konnte keine Argumente für autonome Teilung der von ihm beobachteten Körperchen aufbringen und SCHERRER fand Cytosomen überhaupt nicht in der Scheitelzelle von *Anthoceros*, sie müssen also hier später herausdifferenziert werden. Wir müssen also die Hypothesen über Individualität der Mitochondrien in eine Reihe mit den verfehlten Versuchen bringen, der Pangenhypothese eine strukturelle Basis zu verschaffen.

Aus der Hypothese der Organnatur der Chondriosomen entwickelte sich bald die Vorstellung, daß sie die Jugendstadien der Chromatophoren darstellten, und viele der S. 300 zitierten Autoren (MEVES, LEWITZKY, PENSA, GUILLIERMOND u. a.) sind auch darum bemüht, diese Hypothese glaubwürdig zu machen. LEWITZKY glaubt sogar an die Genese der Chromatophoren aus dem Cytoplasma. Über diese Versuche ist nur kurz zu sagen, daß sie höchst zweifelhaft sind, da sie nur auf gleiche Färbbarkeit gewisser Körper gestützt eine Entwicklungsreihe heraus-

¹⁾ Über die leichte Deformierbarkeit der Leukoplasten s. LUNDEGÄRDH, 1910, S. 329.

²⁾ S. hierüber LUNDEGÄRDH, 1910; 1912c, S. 41.

³⁾ KEMNITZ, 1912; JØRGENSEN, 1914; SCHERRER, 1914; A. MEYER, 1920. Nach dem letzteren Forscher wären die „Allinante“ eine Art von Reservestoffen.

⁴⁾ Über die physikalischen Bedingungen eines Austretens von geformter Kernsubstanz siehe LUNDEGÄRDH, 1910, S. 316f., 1912c, S. 52; RUNNSTRÖM, 1914.

konstruieren¹⁾. Wie RUDOLPH (1912), LÖWSCHIN (1913), SCHERRER (1913), SAPEHIN (1913) u. a. zeigten, hat man auch Chromatophoren und Mitochondrien vermengt: Körnchen- und Filarstrukturen existieren ganz unabhängig von der Entwicklungsgeschichte der Chromatophoren. Vielfach dürfte man auch junge, eventuell durch Fixierungsflüssigkeiten verzerrte Chromatophoren für Chondriosomen ausgegeben haben. A. MEYER (1920) hat kein Mittel auffinden können, die jungen Chromatophoren von den „Allinanten“ sicher zu unterscheiden. Das von GUILLIERMOND beobachtete Stärke- und Xanthophyllbildungsvermögen deutet, wenn es sich bewahrheitet, darauf hin, daß junge Chromatophoren Fadengestalt haben können. Überhaupt würde die Entwicklungsgeschichte der Chromatophoren wohl einer erneuten gründlichen Untersuchung bedürfen. (MOTTIER, 1918; K. L. NOACK, 1921. S. 1).

Also auch über die Bedeutung der größeren Cytoplasmastrukturen für das Zelleben wissen wir so gut wie nichts. Die größeren Strukturen dürften dankbare Objekte zellphysiologischer Untersuchungen sein. Anhangsweise sei hier auf die Beteiligung von „Mikrosomen“ an Hautbildung usw. hingewiesen. Mit den Plasmaströmen werden in sich teilenden *Spirogyra*-zellen Mikrosomen an die Wand transportiert. HARPER und DODGE (1914) beobachteten um die Anlagen der Capillitiumfäden in den Myxomyceten Strahlungen, die sie als Mikrosomenströmhchen deuten, und die Fäden selbst bestehen anfangs aus Körnchenreihen. Ähnliches haben wir früher schon betreffs der Wandverdickungsleisten in Gefäßen erwähnt. Auch sei an den Aufbau der primären Zellplatte aus recht großen Mikrosomen erinnert. Ein prinzipieller morphologischer Unterschied zwischen diesen Körperchen und den sogen. Chondriosomen ist kaum zu sehen, trotzdem man an der stofflichen Verschiedenheit nicht zweifeln kann.

γ) Als eine dritte Gruppe von größeren Cytoplasmastrukturen haben wir hier mehr akzessorische oder abnorme Erscheinungen zu erwähnen. Hierher gehören die nicht selten beobachteten Verdichtungen oder Ballen im Plasma (vgl. auch Kap. 5). Bei der Entwicklung des Gametophyten der Gymnospermen hat man häufig dergleichen individualisierte Bezirke beobachtet. Möglicherweise handelt es sich in gewissen Fällen um den Polplasmen ähnelnde Bildungen²⁾. In andern Fällen zeigten sie keine Beziehungen zur Teilungsspindel³⁾. NORÉN fand im Cytoplasma der Embryosackmutterzelle von *Juniperus communis* einen abgerundeten und körnigen, gut begrenzten Körper, den er als „kondensiertes Cytoplasma“ auffaßt⁴⁾. Anhäufungen von „Fibrillen“, die meist im Zusammenhang mit dem Teilungsanfang auftreten, wurden auch häufig in Gymnospermen beobachtet. Da ihre nähere Beschaffenheit und Bedeutung wenig bekannt ist und lebendes Material in keinem Falle herangezogen wurde, gehen wir auf diese Angaben und die sonstigen Befunde über Umbildung der Spindelsubstanz in nucleolenähn-

¹⁾ Kritisches bei A. MEYER, 1911; SCHMIDT, 1913; LUNDEGÅRDH, Arch. f. Zellforsch., Bd. 8, S. 640, Bd. 11, S. 589; A. MEYER, 1920.

²⁾ JUEL, 1900, glaubt dies betreffs fädiger Klumpen in der Embryosackmutterzelle von *Larix*.

³⁾ COOKER, 1903 (*Taxodium*).

⁴⁾ NORÉN, 1907; STRASBURGER, 1904; ROBERTSON, 1904.

lichen Gebilden usw. (s. Abschn. Karyologie) nicht ein. Auch anderswo beobachtet man rätselhafte Abgrenzungen von Cytoplasma¹⁾. Allerdings ist betreffs fixierter Präparate immer an die Möglichkeit abnormer Strukturen (Vakuolen, Plasmaballen vgl. S. 275) zu denken.

Daß unter abnormen Bedingungen Niederschläge in Körnerform entstehen können, wurde S. 277 erwähnt. Sie gehören in eine Reihe mit den so häufigen Entmischungsvorgängen. BERTHOLD (1886, S. 67) weist auf die Möglichkeit hin, daß auch übersättigte Lösungen im Cytoplasma vorkommen können, die sich schon bei Erschütterung u. a. unbedeutenden Eingriffen stabilisieren, doch wird wohl die strukturelle Labilität hinreichend durch kolloidchemische Verhältnisse erklärt. Kolloidale Entmischungen dürften im Leben viel häufiger sein als einfache Ausfällung aus einer molekulardispersen Lösung.

Zu den unter verschiedenen abnormen Bedingungen auftretenden Niederschlägen zählen die sogen. extranucleären Nucleolen, die ihren Namen wegen ihrer mit den echten Nucleolen übereinstimmenden Färbbarkeit bekommen haben, vielfach jedoch aus anderer Substanz bestehen dürften. Solche färbbare Tröpfchen wurden von ZIMMERMANN (1893), DĚBSKI (1897), NĚMEC (1899, 1910) u. a. Forschern erwähnt. Manchmal treten die Körper während der Kernteilung auf, um später zu verschwinden. Nach NĚMEC (1910, S. 102) treten sie schon vor der Auflösung des echten Nucleolus auf, so daß man keine näheren Beziehungen zu diesem annehmen kann. Ihr Auftreten ist wohl mit den sonstigen Veränderungen im Plasma während der Kernteilung in Verbindung zu bringen (vgl. S. 282), die natürlich Verschiebungen in den chemisch - physikalischen Gleichgewichtssystemen veranlassen. Nackte Zellen, wie Amöben, verraten z. B. die allgemeine Rückwirkung der Teilung auf die Zelle u. a. durch Einziehen der Pseudopodien.

Die Möglichkeit, daß die bei der Kernteilung auftretenden extranucleären Nucleolen wirklich Fragmente des wahren Nucleolus seien, kann freilich vor der Hand nicht abgewiesen werden. Die amöboiden Formveränderungen des Nucleolus im Stadium der Kerngrenzauflösung könnten zu einem Zerfall führen und die zwischen den Chromosomen zerstreuten färbbaren Körner könnten dann wohl die Abkömmlinge sein, zumal an lebendem Material Bilder des Austretens des Nucleolus ins Cytoplasma gesehen wurden²⁾. Bei Fixierung mit Flüssigkeiten, die Essigsäure enthalten, bekommt man die runden Cytosomen nicht zu sehen, sondern nur in mit MERKELScher Flüssigkeit fixierten



Fig. 141. Zelle aus der Wurzelspitze von *Vicia faba* mit Chromosomen in Metakinese und „extranucleären Nucleolen“. Fixierung in MERKELS Lösung. Vergr. 3000. Nach LUNDEGÄRDH 1912.

¹⁾ S. z. B. LUNDEGÄRDH, 1912b, Taf. XI, Fig. 8, Taf. XIV, Fig. 53.

²⁾ Siehe LUNDEGÄRDH, 1912a, S. 250, Textf. 2b, 1912b, Bd. 11, S. 457.

Präparaten, was auf eine Auflösung in den ersten hinzudeuten scheint¹⁾ (Fig. 141). In anderen Fällen (in *Solanum*, *Cucurbita*) ist die Persistenz der echten Nucleolen in der Metaphase sehr leicht zu beobachten²⁾. Sie werden doch bald aufgelöst, wobei sie sich mit einer Lösungsvakuole umgeben.

Unter dem Einfluß von Benzin, Äther, Plasmolyse, Temperaturerniedrigung, Verwundung u. a. abnormen Bedingungen fand NĚMEC (1910, S. 188) „extranucleäre Nucleolen“, die nichts mit dem Kern zu tun hatten. Sie sollen durch allmähliche Verdichtung des Cytoplasma-gerüsts entstehen. Wahrscheinlich gehören die von HOTTES (siehe STRASBURGER 1900) und SCHRAMMEN (1902) in Wurzeln und Sprossen von *Vicia faba* beobachteten Cytosomen in dieselbe Kategorie.

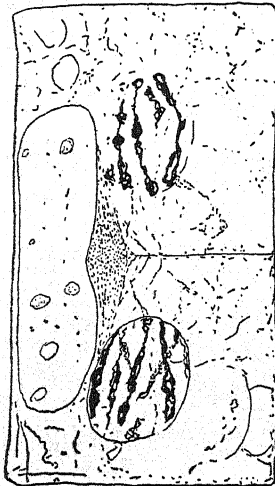


Fig. 142. Zelle aus der Wurzelspitze von *Vicia faba* mit nach Chloralisierung gestörter Scheidewandbildung. Der Phragmoplast degeneriert zu einem körnigen Körper. Original.

Hier zu erwähnen sind ferner Angaben von BOUIN (1898), STRASBURGER (1908), NĚMEC (1910, S. 198) u. a. über das Entstehen gefärbter, runder Cytosomen aus degenerierenden Fadenstrukturen bzw. Spindelfasern (vgl. Fig. 142). Nach NĚMEC, der die Fibrillen in Beziehung zu Protoplasmaströmung bringt, sollen die betreffenden Körper entstehen, wenn die Strömung sistiert wird, und er glaubt hierdurch eine Anknüpfung an die Ergebnisse KÜHNES u. a. über Plasmaballungen unter abnormen Bedingungen (S. 264) zu gewinnen. NĚMEC hat auch in Zellen der Streckungszone der Wurzelspitze von *Vicia faba*, wo der Kern degeneriert war, kugelige kernähnliche Bildungen beobachtet, die wohl ebenfalls durch Entmischung oder dgl. entstehen.

VII. Die Hautschicht³⁾

1. Beschaffenheit von Hautschicht und Vakuolenwand

Eine Unterscheidung von Hautschicht und Körnerschicht hatte schon PRINGSHEIM durchgeführt und späterhin wurde der hyaline Plasma-saum vielfach nachgewiesen⁴⁾. Die periphere Hyaloplasmaschicht zeigt nach innen keine scharfe Grenze, ferner kann ihre Dicke bedeutend wechseln. Bei den Myxomycetenplasmodien kann sie gelegentlich eine Dicke von 8 μ erreichen (PFEFFER, 1890, S. 191), hier ist aber, wie bei nackten Zellen überhaupt, ihre Mächtigkeit bedeutenden Schwankungen unterworfen. Bei behäuteten Zellen ist der Hyaloplasmasaum meist sehr

¹⁾ LUNDEGÅRDH, 1912b, S. 401, 420. Allerdings bleibt zu erwägen, ob nicht gerade MERKEL'S Lösung Fällung hervorruft. In diesem Fall wären die „Nucleolen“ mit den unter abnormen Bedingungen beobachteten Cytosomen (s. unten) gleichzusetzen. Vgl. auch HUMPHREY, 1894; NĚMEC, 1910, S. 102.

²⁾ MARTINS MANO, 1904; LUNDEGÅRDH, 1912b, Taf. XIV, Fig. 58, 59.

³⁾ Siehe hierzu PFEFFER, 1890.

⁴⁾ Geschichtliches bei PFEFFER, 1890, S. 242.

dünn bis zur Unsichtbarkeit. Im allgemeinen wird die hyaline Hautschicht mit der Grundmasse des gesamten Körnerplasmas identifiziert, sie entsteht aus letzterem durch Auswandern der Mikrosomen¹⁾. Nur in vereinzelten Fällen wurde eine besondere Struktur der Hautschicht angegeben (STRASBURGER 1876, S. 24; vgl. auch unten über formativ tätige Vakuolen). Das häufig zu einer mächtigen, mehr oder weniger zähen bis beinahe festen Schicht angeschwollene Ektoplasma vieler Amöben (siehe BÜTSCHLI 1880—1887, RHUMBLER 1898 u. a.) ist schon eine morphologische Differenzierung, die wohl eine Mittelstellung zwischen Hautschicht und Zellhaut einnimmt (vgl. auch DOFLEIN 1906). Gleiches

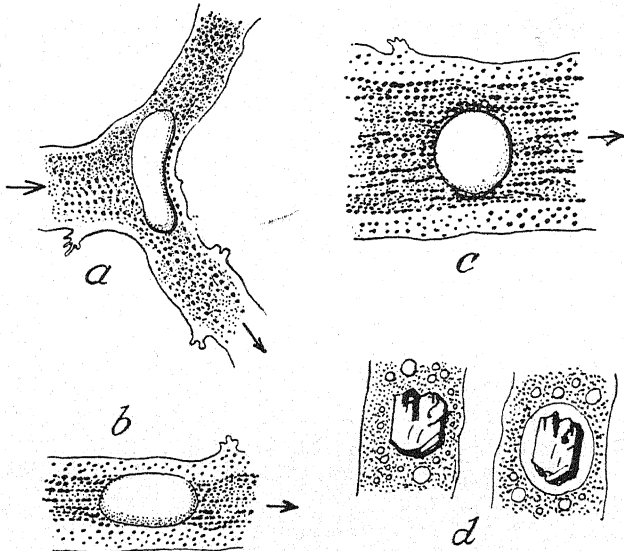


Fig. 143. a—c Teile von dünnen Strängen aus dem Plasmodium von *Chondrioderma*. Hautschicht und Endoplasma. Vakuolen. d Vakuolenbildung um einen Asparaginkristall. Nach PFEFFER 1890.

gilt von dem Periplast (KLEBS) der Flagellaten (vgl. S. 236), der sich nach KLEBS (1893, S. 273) in seiner Zusammensetzung sehr den Substanzen des Plasmakörpers nähert. Bei den niedriger stehenden Formen der Flagellaten ist der Periplast nur schwierig und kaum als besondere Schicht nachzuweisen, er kann also hier mit einer gewöhnlichen Hautschicht verglichen werden. Bei den höheren Formen, namentlich bei den Euglenaceen, ist der Periplast eine deutlich sich abhebende, mit besonderen Eigenschaften ausgerüstete Membran (STEINS „Cuticula“, BÜTSCHLIS „Pellicula“).

Phylogenetisch mag sich also die Absonderung einer peripherischen, toten Haut, von der eigentlichen lebenden Außenschicht oder Grenzschicht des Protoplasten, vollzogen haben. Ökologisch betrachtet hat hierbei eine Arbeitsteilung stattgefunden, indem die äußere Hülle die vorwiegend mechanische Schutzfunktion übernahm, während die lebende

¹⁾ Vgl. DE BARY, 1864, S. 41; CIENKOWSKI, 1863, S. 327, 405.

Hautschicht die wichtige Aufgabe erhielt, die Permeabilität zu regulieren. Wie sich der Periplast der Flagellaten in Hinsicht auf die Permeabilität verhält, wissen wir noch nicht.

Neben dieser mehr auf direkter Beobachtung beruhenden Unterscheidung eines hyalinen, meist konsistenteren Saumes um das Cytoplasma macht sich unter den Physiologen ganz unabhängig hiervon eine Richtung geltend, auf Grund von Überlegungen und Tatsachen über die diosmotischen Eigenschaften der Zelle eine dünne, semipermeable Membran oder Schicht an der Oberfläche jedes Protoplasten anzunehmen. Diese diosmotische Trennungsschicht, die über die Permeabilität entscheiden soll und somit auch Vorbedingung des osmotischen Überdruckes ist, stellt also ein theoretisch zu forderndes Ding vor, das in keiner näheren Beziehung zu der sichtbaren Hyaloplasmaschicht steht, von der sie nur ein Teil sein könnte; auch wäre die semipermeable Grenzmembran selbst dann anzunehmen, wenn überhaupt kein Hyaloplasma zu sehen ist. Auf die Überlegungen, die zur Annahme der physiologischen Hautschicht geführt haben, ist hier nicht der Ort einzugehen¹⁾. Erst die physiologischen Tatsachen schufen die Vorstellung von der Hautschicht als eines besonderen Organs, d. h. eines mit besonderen Funktionen ausgerüsteten Differenzierungsproduktes des Cytoplasmas, das jedoch in der Regel zu den alloplasmatischen Bildungen zu zählen ist, weil es jederzeit neu gebildet werden kann und nicht, wie DE VRIES, WENT u. a. annahmen, sich nur durch Teilung fortpflanzt.

Da man nun nicht weiß, ob diese physiologische Schicht mit dem sichtbaren Hyaloplasmasaum zusammenfällt oder vielleicht auf die Dimensionen einer Molekularschicht reduziert ist²⁾, so tritt sie als morphologisches Problem sehr in den Hintergrund. Die Befunde DE VRIES' (1886), daß durch künstliche Eingriffe die Vakuolenwand aus dem Zusammenhang mit dem Endoplasma gerissen werden kann, und die neueren Untersuchungen von KÜSTER (1910) u. a. über Verfestigung der Hautschicht isolierter Plasmakörper, sind für die Charakterisierung der normalen Hautschicht nicht brauchbar. Man kann sogar nicht mit Sicherheit behaupten, daß die Hautschicht eine wesentlich andere Beschaffenheit als die cytoplasmatische Grundmasse hat. Sie könnte etwa eine bloß physikalische Verdichtung des Hyaloplasmas (Enchylemas) darstellen. Doch vertragen sich wohl die meisten Tatsachen (auch die rein physikalischen) am besten mit der Annahme einer besonderen Beschaffenheit der Oberflächenschicht.

Betreffs der chemischen Beschaffenheit der Hautschicht nahm man früher (PFEFFER 1877) einen bedeutenden Eiweißgehalt an, während seit den Untersuchungen OVERTON'S (1899, 1900, 1901) die Anschauung sich verbreitete, daß sie ausschließlich oder wesentlich aus Lipoiden bestände. Neuere Befunde scheinen sich besser mit der Annahme eines komplizierteren Baues (etwa einer Emulsion von Eiweiß in Öl) zu vertragen. Da die Frage der chemischen Beschaffenheit sehr nahe mit der Funktion der Hautschicht zusammenhängt, so werden wir unten näher hierauf eingehen. Erwähnt sei, daß z. B. das tatsächliche Regulationsvermögen der Permeabilität schwerlich bei Annahme eines

¹⁾ Siehe PFEFFER, 1877, S. 121, Plasmahaut und Vakuolen 1890, S. 237, 1897, S. 91.

²⁾ PFEFFER, 1890, S. 235.

einfachen Flüssigkeithäutchen zu erklären wäre. Wir müssen deshalb der Hautschicht jedenfalls eine (ultramikroskopische) Organisation zuschreiben, ohne uns in die mühselige Diskussion einzulassen, ob und inwieweit ihr ein selbständiges Leben zukomme. Die Versuche mit gewaltsam beschädigten Protoplasten beweisen hier wiederum nichts, denn es gibt noch zwischen „nichtlebend“ und „desorganisiert“ mehrere Stufen und semipermeable tote Membrane sind ja wohl bekannt.

Die Beschaffenheit der Hautschicht hängt, wie man gewissen Permeabilitätsversuchen entnehmen kann, in bedeutendem Grad von der Beschaffenheit des angrenzenden äußeren Mediums ab. Ein prinzipieller Unterschied zwischen der peripheren Hautschicht und der Wandung von Vakuolen und Saftraum ist nicht zu ersehen, obwohl natürlich keine

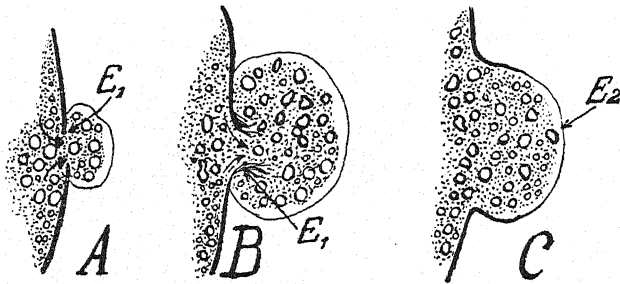


Fig. 144. Hervorbrechendes Bruchsackpseudopodium von *Amoeba blattae*. Auflösung des Ektoplasmas und Neubildung der Hautschicht. Nach RHUMBLER 1898.

Identität behauptet werden kann. Man darf es als eine allgemeine Eigenschaft des Cytoplasmas betrachten, sich gegen Fremdkörper durch Ausbildung einer Hautschicht abzugrenzen; besonders deutlich ist dies allerdings nur, wenn die Fremdkörper wässrige Flüssigkeiten sind. Die Hautbildung gegen feste Körper, Öltropfen usw. scheint leider nicht genau untersucht zu sein, sonst würde man hierdurch wohl Aufschlüsse über die Frage bekommen, bis zu welchem Grade die Hautschicht eine Reaktion des Cytoplasmas auf das Medium sei. Aus dem Gesagten erhellt, daß wir auch die Grenzschicht gegen Chromatophoren und Kern als mit der Hautschicht verwandt ansehen dürfen. Morphologisch läßt sich eine solche Schicht vielfach nicht nachweisen, aber die Existenz einer „physiologischen Grenzschicht“ scheint man wenigstens, was den Kern anbetrifft, annehmen zu sollen.

Die Konsistenz der Hyaloplasmaschicht scheint zäher oder „fester“ als die des Binnenplasmas zu sein, doch ist sie wohl normalerweise (ausgenommen bei gewissen Flagellaten, Amöben usw.) nie eine wirklich feste Membran (über die Verschmelzung nackter Protoplasten siehe S. 148). In Anbetracht der Eigenschaft des Cytoplasmas, sogar Zellhäute nach Bedarf erweichen oder auflösen zu können, ist natürlich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß wenigstens die äußerste Schicht recht „fest“ sei, obwohl sie jederzeit wieder von seiten des Endoplasmas plastisch gemacht werden kann (W. SEIFRIZ, 1921, S. 269). Bei den Amöben und Plasmodien kommt eine solche abwechselnde Verfestigung und Verflüssigung der Hyaloplasma-

schicht in reichlichem Maße vor (PFEFFER 1890, S. 256, RHUMBLER 1898). Fig. 144. Bei diesen nackten Zellen ist die Konsistenz der Hyaloplasmaschicht (Ektoplasma) auch durchschnittlich größer als in behäuteten Zellen. Direkte Zugversuche mit Plasmodiensträngen von *Chondrioderma* ergaben ein Tragvermögen von nur 120 bis 300 mg pro Quadratmillimeter (PFEFFER 1890, S. 262).

In behäuteten Zellen hat wohl die Hautschicht eine klebrige Konsistenz, da sie bei Plasmolyse zu langen, dünnen Fäden ausgezogen wird (S. 259, Anm. 2)¹⁾. Ist Plasmaströmung vorhanden, pflegt die Hautschicht in Ruhe zu sein, wohl hauptsächlich wegen Adhäsion an die Zellulosewand. Nach HOFMEISTER (1867, S. 45) ist die Ruhe zumeist nur relativ, anderseits beteiligt sich auch bei plasmolysierten Protoplasten die periphere Schicht nicht merkbar an der Strömung (a. a. O., S. 53), jedoch ist hierbei zu bedenken, daß nach Plasmolyse die Hautschicht meist abnorm erstarrt (s. unten). Irgendwelche sichere Rückschlüsse auf die Konsistenz der Hautschicht gestatten also diese Angaben nicht.

Auch die Grenzschicht gegen Saftraum und Vakuolen ist wohl mehr oder weniger flüssig. Sie hat wie die äußere Hautschicht außerordentliche Dehnbarkeit, was aus der Leichtigkeit, mit welcher die Vakuolen wachsen oder deformiert werden (PFEFFER 1890, S. 257), hervorgeht. Ferner wird die Vakuolenhaut bei Strömung mitbewegt (siehe unten Kap. 10). Eine etwas derbere Haut scheinen die pulsierenden Vakuolen zu haben (Kap. 9). Voraussichtlich wechselt die Beschaffenheit der inneren Hautschicht, wie auch ihre Permeabilität mit dem Vakuoleninhalt.

2. Entstehung der Hautschicht

Gegenüber der von DE VRIES²⁾ u. a. begründeten Hypothese, daß die Hautschicht ein autonomes Organ („Tonoplast“) sei, zeigte PFEFFER (1890), daß dieselbe jederzeit aus dem operativ bloßgelegten Körnerplasma von neuem erzeugt werden kann. PFEFFER verwendete zu seinen Versuchen Plasmodien. Die Hyaloplasmaschicht entstand dabei direkt durch Auswanderung der Mikrosomen aus der Oberfläche. Oder ein Teil der äußeren Schicht degenerierte zuerst, worauf die nun an die Oberfläche gerückten Partien die Hautschichtbildung übernahmen.

Vakuolen ließ PFEFFER dadurch entstehen, daß er den Plasmodien in gesättigter Lösung von Asparagin u. a. Kristalle desselben Stoffes bot. Die Kristalle wurden in das Plasmodium aufgenommen, und als dann die Lösung durch reines Wasser ersetzt wurde, entwickelte sich in wenigen Minuten eine Vakuole um jedes Kristall. Auch Gips und Vitellin gaben ähnliche Ergebnisse. Auf Grund dieser Befunde schließt PFEFFER, daß die Vakuolenhaut leicht neu aus dem Cytoplasma gebildet wird. Es ist dabei nicht recht klar, ob die Haut direkt um den Kristall oder erst nach begonnener Lösung desselben — wie dies PFEFFER (S. 201, 215) annimmt — entsteht. Auch das sehr schnelle Wachstumsvermögen der Hautschicht, das bei Pseudopodienbildung und an nach Verwundung herausgespritzten Plasmotropfen von *Vaucheria* usw. in Wasser beobachtet wird, spricht für Neubildung.

¹⁾ Im Urmeristem scheint die Adhäsion zwischen Hautschicht und Zellulosewand so stark zu sein, daß die Zellen unplasmolysierbar sind (vgl. REINHARDT, 1899, S. 11).

²⁾ DE VRIES, 1885, S. 465, 1889, S. 126, 150. Frühere Hypothesen ähnlicher Art siehe S. 48.

Jedoch kommt auch Teilung von Vakuolen vor, so bei der Zellteilung von Zellen mit zentralem Safttraum, ferner auch unter den gewöhnlichen und den pulsierenden Vakuolen¹⁾. Inwieweit die Wandschicht hierbei eine aktive Rolle spielt, ist nicht bekannt. Jedenfalls beweisen solche Fälle nichts für die Autonomie, ebensowenig wie man den Safttraum von *Spirogyra* als ein autonomes Organ ansehen kann, obwohl er durch Teilung vermehrt wird. Prinzipiell kann man natürlich nicht die Möglichkeit von autonomem Leben spezieller Vakuolentypen abweisen, ebensowenig wie man prinzipiell das Vorhandensein von autonomen Organen unter den Mikrosomen leugnen kann. Doch ist Autonomie von dünnen Vakuolenwänden nicht eben wahrscheinlich.

Ob die Hautschicht aus jeder Partie des Cytoplasmas gebildet werden kann, ist nicht bekannt. Rein physikalisch liegt es nahe anzunehmen, daß die Hautschicht wesentlich aus solchen Plasmastoffen aufgebaut wird, die die Oberflächenspannung erniedrigen (solche werden nach GIBBS Theorem in der Oberfläche angereichert). Dies tun namentlich Lipoide, die ja auch in jeder Zelle vorkommen (S. 203). Zudem sprechen die Permeabilitätsphänomene und auch die Werte für die Oberflächenspannung des Protoplasmas (CZAPEK 1911) dafür, daß Fette in die Membran eingehen. Jedenfalls müssen aber an der Entstehung der Hautschicht auch andere Stoffe beteiligt sein.

Ob die Ausbildung eines Hyaloplasmasaumes, der bei den Plasmodien auf jede Verletzung folgt, eine notwendige Vorbedingung für die Anlage der diosmotisch maßgebenden Membran ist oder ob letztere vielleicht vorerst entsteht, wissen wir nicht²⁾. Überhaupt sei hier nochmals nachdrücklich betont, daß die „physiologische Hautschicht“ ein theoretisches Ding ist, über deren eventuelle Identität mit sichtbaren Teilen des Protoplasten nichts ausgesagt werden kann, vielfach dürfte in gewissen Fällen der Cytoplasmakörper als Ganzes die Rolle einer semipermeablen Schicht spielen, in andern Fällen die äußere oder innere Hyaloplasmaschicht, wiederum in andern Fällen wohl Teile dieser Schicht. Hier haben wir es also zunächst nur mit den sichtbaren Hyaloplasmaschichten zu tun. Wie die Oberfläche der ganz hyalinen Protoplasten beschaffen sein mag, entzieht sich völlig unserer Kenntnis.

Aus dem bereits Mitgeteilten scheint hervorzugehen, daß die normalen Hautschichten keine festen Membranen, sondern flüssige bis gelartige Überzüge sind, die nach innen keine scharfe Grenze zeigen. Der nackte Protoplastkörper verhält sich auch im großen und ganzen wie ein mit Oberflächenspannung begabter Flüssigkeitstropfen (s. S. 258f.). Unter gewissen Bedingungen tritt nun aber eine Verfestigung der Oberfläche ein.

Nach PROWAZEK³⁾ können ausgetretene Cytoplasmatropfen beschädigter *Vaucheria*-Zellen im Wasser recht widerstandsfähige Oberflächenhäutchen bilden. Näher untersucht wurde die Verfestigung der Plasmaoberfläche von KÜSTER (1910), der das Phänomen namentlich bei plasmolysierten Protoplasten der *Allium*-Zwiebel beobachtete. Bei

¹⁾ HOFER, 1889, S. 67 (*Amoeba proteus*); KLEBS, 1883, S. 249, 280; WENT, 1888, 1890, vgl. unten.

²⁾ Vgl. die Ausführungen bei PFEFFER, 1890.

³⁾ 1907, S. 737; MAX SCHULTZE, 1863.

Deplasmolyse im Wasser nach Behandlung mit n-Rohrzuckerlösung findet häufig keine regelmäßige Ausdehnung des Protoplasten statt¹⁾, sondern seine anscheinend erstarrte Oberfläche wird gesprengt und die Innenmasse quillt bruchsackartig hervor (Fig. 145). In verdünnten Säuren entsteht eine besonders derbe Membran. Betreffs der Natur dieser erstarrten Plasmaoberfläche fassen sie PROWAZEK und KÜSTER als eine Kontakt-, Haptogenmembran auf und bringen sie in eine Reihe mit ähnlichen Oberflächenhäutchen, die an den verschiedensten Stoffen z. B. hydrophilen Kolloiden, zu denen auch das Protoplasma gehört, entstehen. Der Mechanismus dieser Hautbildung an Flüssigkeiten ist nicht ganz

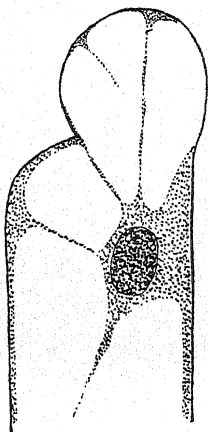


Fig. 145. Teil eines plasmolysierten Protoplasten von *Allium cepa* mit Sprengung der Haptogenmembran. Nach KÜSTER 1910.

aufgeheilt, auch scheinen verschiedene Vorgänge hieran beteiligt sein zu können, z. B. die vorher erwähnte zentrifugale Wanderung oberflächenaktiver Stoffe, Entmischungs- und Fällungsvorgänge usw. Eine dergleichen Haptogenmembran entsteht vielleicht auch an der Kontaktstelle von zwei verschiedenen Protoplasmen, woraus sich das häufige Nichtverschmelzen erklären würde (KÜSTER 1910; vgl. S. 148). Da die normale Hautschicht völlig plastisch ist, so kann sie nicht eine Niederschlags- oder Haptogenmembran genannt werden, obwohl natürlich anderseits keine scharfe Grenze, auch hinsichtlich der Genese, gezogen werden kann.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit den erwähnten abnormen Haptogenmembranen haben die von DE VRIES (1895) durch starke Plasmolyse isolierten Vakuolenwände. Er brachte Fäden von *Spirogyra nitida* in durch Eosin schwach gefärbte 10%ige Salpeterlösung. Das Protoplasma mitsamt den Chloroplasten starb innerhalb $\frac{1}{2}$ —2 Stunden, während die Vakuolen häufig sich isolierten und eine Zeitlang den Eintritt des Farbstoffs verweigerten. Auch bei anderen Objekten gelang die Isolierung von Vakuolen.

Daß solche Versuche wie die von DE VRIES nichts Sicheres über die normale Vakuolenwand beweisen, wurde schon gesagt. Immerhin ist es wahrscheinlich, daß die Hautschichten eine höhere Widerstandsfähigkeit als das Cytoplasma haben, was bei dem sauren oder giftigen Stoffe enthaltenden Zellsaft auch zweckmäßig ist, weil hierdurch unter anormalen Bedingungen das Cytoplasma möglichst lange vor Vergiftung bewahrt wird. DE VRIES' Versuche scheinen für eine Sonderstellung der Hautschicht bei der Degeneration zu sprechen.

KLEMM (1895, S. 652) fand, daß bei starker elektrischer Reizung (vgl. S. 270) die Hautschicht am Leben bleiben kann, auch nachdem das Cytoplasma tödlich geschädigt ist, was man aus dem erhaltenen Turgor ersieht. Die kontraktile Vakuole stirbt nach DEGEN (1905, S. 175) langsamer ab als das Cytoplasma, wenn man es mit Sublimat vergiftet (vgl. auch KLEBS 1883, S. 250 über *Euglena*-Vakuolen).

¹⁾ Über den Gang der Deplasmolyse siehe auch LUNDEGÅRDH, 1911, S. 32ff.

3. Die Funktion der Hautschicht

a) Wir können die Permeabilitätsfrage hier, wegen ihres rein physiologischen Charakters, nur kurz berühren¹⁾.

Die Semipermeabilität — die zweifelsohne wichtigste Funktion der Hautschicht — teilt sie mit gewissen nicht lebenden Membranen und Flüssigkeitsschichten. Vermöge ihrer selektiven Tätigkeit bestimmt die Hautschicht den gesamten normalen Stoffaustausch und schützt auch vielfach gegen Giftkörper. So kann *Penicillium glaucum* ungehindert auf Kupfersalzlösungen wachsen (PULST 1904) und OVERTON (1895, S. 185; 1899, S. 109) hat bei *Nitella* u. a. Zellen eine große Unempfindlichkeit gegen 2% Morphiumchlorid und 4% Kaliumbichromat gefunden (vgl. auch A. MEYERS S. 232 zitierte Befunde). Weitere Angaben bei KÜHNE (1864, S. 100) und PFEFFER (1877, S. 142).

Andererseits wird auch eine große Menge von Stoffen ungehindert aufgenommen, deren die Zelle entweder nicht bedarf oder die sogar schädlich sind. Dies hängt u. a. damit zusammen, daß die Stoffaufnahme teilweise den Charakter von Lösungsphänomenen aufweist. Wie OVERTON (1895, 1899, 1907) zeigte, werden im allgemeinen solche Stoffe durchgelassen, die fettlöslich sind (vgl. HÖBER 1914, S. 349ff.).

Später hat sich gezeigt, daß auch die in Fett unlöslichen anorganischen Salze in beträchtlichem Grad die Plasmahaut passieren²⁾. Andererseits permeieren auch nicht alle fettlöslichen Stoffe, z. B. gewisse Farbstoffe, in die Zelle hinein³⁾. Ferner scheint die tatsächlich nachgewiesene Veränderlichkeit des Durchlässigkeitsvermögens nicht mit der Annahme eines einfachen Fetthäutchens vereinbar zu sein⁴⁾. Endlich sind die Lösungs- und Durchlässigkeitsverhältnisse der Lipide nicht genau bekannt und es gibt auch, wie TRAUBE fand, Parallelismen zwischen Permeabilität und z. B. Oberflächenaktivität der Stoffe, so daß also OVERTONS Ergebnisse nicht unbedingt als die Folge von Lösungserscheinungen gedeutet werden müssen.

Man scheint deshalb wenigstens einen komplizierteren Bau der Hautschicht annehmen zu sollen, etwa den einer Emulsion bzw. eines zusammengesetzten Kolloids, z. B. einer Eiweiß enthaltenden Lipoidemulsion. Die Durchlässigkeit könnte dann durch Änderungen des Kolloidzustandes verändert werden. Ob man zudem eine bestimmte Struktur („Mosaikbau“ n. NATHANSON) annehmen soll, erscheint fraglich.

RUHLAND (1912) verfißt neuerdings die schon von TRAUBE (1867) aufgestellte „Ultrafiltertheorie“, also eine Funktion der Hautschicht als „Molekülsieb“, um die Tatsache zu erklären, daß der Dispersionsgrad von Farbstoffen in hohem Grad entscheidend ist für die Aufnahme in die Zelle. Doch sind gegen RUHLANDS Deutung dieser Befunde Einwände erhoben worden⁵⁾. Jedenfalls erscheint es

¹⁾ Siehe die Darstellungen bei JOST, 1913; HÖBER, 1914; RUHLAND, 1915 u. a.

²⁾ LUNDEGÅRDH, 1911; OSTERHOUT, 1911, 1913; FITTING, 1916; TRÖNDLE, 1918.

³⁾ RUHLAND, 1908; KÜSTER, 1912.

⁴⁾ NATHANSON, 1904; LEPESCHKIN, 1911 b.

⁵⁾ Nach den jüngsten Untersuchungen von NIERENSTEIN (1920, S. 233) über das Wesen der Vitalfärbung verhält sich das Plasma von *Paramacium caudatum* so, „als ob es ein flüssiges Neutralfett wäre, das einen gewissen Betrag Fettsäure und fettlösliche organische Base enthält“.

mir noch durchaus verfrüht, sich dieser oder jener Spezialtheorie anzuschließen. TRÖNDLE (1918) hat jüngst die Aufnahme von Salzen als eine aktive Tätigkeit seitens des Plasmas gedeutet, die u. a. dem WEBERSchen Gesetz folgen soll. Aus alledem sieht man, daß die Theorienbildung betreffs der Beschaffenheit der Plasmahaut keineswegs zu einem Abschluß gekommen ist.

Die Methodik der Permeabilitätsuntersuchungen ist nicht ganz außer acht zu lassen, wenn man die Resultate verschiedener Forscher vergleichen will. Namentlich die vielbenutzte Plasmolysemethode ist wohl nicht völlig einwandfrei, da man weiß (vgl. oben), wie leicht die Beschaffenheit der Hautschicht durch geänderte Bedingungen alteriert wird¹⁾.

Außerdem bedingte quantitative Permeabilitätsänderungen sind in vielen Fällen konstatiert worden. Die Permeabilität ist eine Funktion der Temperatur, sie sinkt mit Abkühlung, steigt mit Erwärmung (RYSSELBERGHE 1901). Im Wasser gelöste Stoffe beeinflussen vielfach die Geschwindigkeit des Durchtritts von anderen Verbindungen²⁾ oder für sie selbst³⁾. Auch das Licht verändert die Permeabilität unter gewissen Umständen (TRÖNDLE 1910, 1918). Es dürfte sich bei den Permeabilitätsänderungen entweder um rein physikalisch-chemische Änderungen des kolloidalen Zustandes der Hautschicht handeln (vielleicht wirken die Elektrolyte in dieser Weise) oder um mehr aktiv-physiologische (so scheint der Einfluß des Lichts nach TRÖNDLE auf einem Reizvorgang zu basieren).

b) Ob der Plasmahaut außer der permeabilitätsregulierenden und mechanisch schützenden Funktion noch andere Aufgaben zukommen, wissen wir nicht mit Sicherheit. Jedoch müssen wir hier einige Hypothesen erwähnen. Zuerst sei beiläufig an die Annahme STRASBURGERS (1900), die Hautschicht bestände aus „Kinoplasma“, erinnert. Mit diesem Begriff, dessen Unzulänglichkeit S. 288 nachgewiesen wurde, fällt auch jene Behauptung. Die Tatsachen, auf denen sie fußte, nämlich „Verankerung“ von Kernen, Spindeln und Cilien an der Hautschicht, bilden jedenfalls, wenn sie überhaupt richtig wären (vgl. S. 256), keinen triftigen Grund für die Annahme „kinetischer Fähigkeiten“ dieser Schicht.

NĚMEC (1910, S. 413) schreibt der äußeren Plasmaschicht einen bestimmenden Einfluß auf die Lage des Kerns zu. Er fand nämlich, daß bei Zentrifugierung einiger Wurzeln das Endoplasma, nicht aber die Hautschicht und der Kern verlagert wurden. Letzterer behielt vielmehr seine zentrale Lage, was nach NĚMEC nur durch Wechselbeziehungen mit der Hautschicht zu erklären wäre.

Auf Grund der relativen Ruhe der Hautschicht gegenüber dem beweglichen Körnerplasma glaubte NOLL (1903) in sie die Perzeptionsfähigkeit für morphogene Reize verlegen zu sollen. Diese Hypothese hat vieles für sich, denn z. B. in einer Siphoneenzelle strömt das Endoplasma, auch im wachsenden Scheitel, unaufhörlich, und da

¹⁾ Über die Methodik siehe u. a. HÖBER, 1914, Kap. 8; FITTING, 1916 und 1919; HÖFLER, 1918, 1919; GRAFE, 1920.

²⁾ LUNDEGÅRDH, 1911; SZÜCS, 1913; ENDLER, 1912; KAHHO 1921. Die von NATHANSOHN, MEURER, RUHLAND u. a. behaupteten selbstregulatorischen Permeabilitätsänderungen bedürfen wohl noch des strikten Beweises.

³⁾ FITTING, 1916; TRÖNDLE, 1918.

man für die Durchführung einer gesetzmäßigen Entwicklung notwendig einen räumlich fixierten Stützpunkt der Formbildung annehmen muß, so bleibt nichts anderes übrig, als im Hautplasma bzw. in den peripherischen Plasmaschichten das spezifisch gestaltende Organ zu sehen. Auch andere Überlegungen (s. oben) leiten zu der Annahme, daß der Hautschicht jedenfalls eine etwas festere Konsistenz als dem Endoplasma zukommt. Der äußerst enge Kontakt zwischen wachsender Zellwand und Hautschicht legt den Gedanken nahe, daß sie zusammen eine nicht verschiebbare, obwohl plastische und wachsende Hülle um den Protoplast bilden. Wie die Zellhaut und der an seiner äußeren Fläche zuweilen (z. B. an *Oscillaria*-Fäden) ausgesonderte Schleim anisotrop (doppelbrechend) sind, so könnte wohl auch die eng anliegende äußerste Plasmaschicht eine anisotrope Struktur haben und jene örtlichen Differenzen aufweisen, die während seiner hautbildenden Tätigkeit als spezifische Zellform zu Tage treten. Etwa in dieser Weise hat wohl NOLL die morphogenetische Tätigkeit der Hautschicht gedacht. Die Hypothese direkt zu beweisen, würde sicher großen Schwierigkeiten begegnen, denn bei Plasmolyse — die eine Verlagerung der hypothetischen Hautschichtbezirke ermöglichen würde — wird die Hautschicht beschädigt. Daß der Hautschicht auch die Rolle eines spezifisch reizperzipierenden Organs, besonders bei Tropismen, zukommen müsse, ist dagegen nicht so einleuchtend. Wie PFEFFER (1904, S. 636) bemerkt, kann auch ein strömendes Plasma durch einen einseitigen Reiz zu vorübergehender anisotroper Verteilung veranlaßt werden, die ja wiederum auf das Zellhautwachstum bestimmend wirken könnte.

Betreffs der Wahrscheinlichkeit der NOLLschen Hypothese bleibt zu bedenken, daß sie eigentlich nur im Hinblick auf einzellige Organismen oder Organe logisch begründet ist. In mehrzelligen Organen ist das Gesamtplasma wegen der Kammerung in Zellen festgelegt, auch wenn in den einzelnen Kammern Strömung stattfindet. Bei tropistischer Perzeption könnten also in einer Stamm- oder Wurzelspitze die ganzen Protoplasten der Vorderseite anders als die ganzen Protoplasten der Rückseite affiziert werden und man braucht nicht notwendig eine Sonderperzeption in den betreffenden Hautschichten anzunehmen. Dies m. E. auch nicht betreffs der Geoperzeption, wo ja die NEMEC-HABERLANDTsche Statolithenhypothese die Annahme einer spezifischen Sensibilität der Hautschicht voraussetzt. Eine nähere Diskussion des Perzeptionsproblems ist hier doch nicht am Platze. Es mag hier nur zuletzt hinzugefügt werden, daß auch, wenn betreffs höherer Pflanzen die Gründe für eine Funktion der Hautschicht als des Sinnesorgans der Zelle nicht zwingend sind, andererseits auch keine direkten Gegenbeweise beigebracht wurden. Die Frage behält noch ihren positiv hypothetischen Charakter.

Auf jeden Fall beteiligt sich die Hautschicht wegen ihrer Lage unmittelbar an der Cellulosehautbildung. Früher glaubte man auch, daß die Cellulosehaut aus einer direkten Umwandlung der äußersten Hyaloplasmaschichten hervorging. Gegenwärtig wird wohl die Zellwand zumeist als ein Sekret, eine Ausscheidung an der Oberfläche des Protoplasten aufgefaßt. Inwieweit die Hautschicht diesen Vorgang beherrschend oder als ein von anderen Teilen des Protoplasten Direktive empfangendes „Exekutivorgan“ (vgl. HABERLANDT 1918, S. 21) sei, bleibt zu erforschen.

VIII. Vakuolen und Saftraum

Da man über die spezielle Beschaffenheit und die Funktion (Permeabilität) der Vakuolen sehr wenig weiß¹⁾, so muß man sie derzeit ausschließlich nach dem Inhalt charakterisieren, und die Beschreibung der Gerbstoff, Anthokyan usw. führenden Vakuolen fällt in den speziellen Abschnitt über Inhaltsstoffe der Zelle. Eine Ausnahme machen die später zu besprechenden pulsierenden Vakuolen, die sich durch eine besondere Funktion ihrer Wandung auszeichnen. In eine allgemeine Darstellung des Cytoplasmas gehört auch die Besprechung von Vorkommen, Größe, Verteilung und Form der Safträume, sowie der an diesen beobachteten morphologischen Veränderungen.

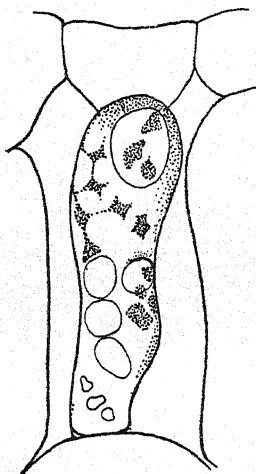


Fig. 146. Palisadenzelle eines jungen, noch zwischen den Kotyledonen eingeschlossenen Blattes von *Phaseolus*. Mit Chloroplastenanlagen und Vakuolen.

Nach SENN 1908.

1. Vorkommen und Bedeutung der Vakuolen

a) Vakuolen kommen wahrscheinlich in jeder Zelle vor, obwohl ihre Größe innerhalb sehr weiter Grenzen variiert. So sind im allgemeinen die Urmeristemzellen höherer Pflanzen dicht mit Plasma gefüllt, in dem nur sehr kleine Vakuolen eingestreut sind. Nach WENT (1888, S. 302) enthalten wahrscheinlich alle Meristemzellen Vakuolen in irgend einer Form oder Größe. Nur die Spermatozoiden der Characeen und höheren Kryptogamen bilden eine Ausnahme (WENT 1888 und 1890, S. 360). Auch HOF (1898) fand Vakuolen in den Meristemzellen (in fixierten Präparaten). In den Scheitelzellen der Farnwurzeln sind die Vakuolen groß. Schon WENT (1888, S. 303) fand in den Initialzellen eines Achsenvegetationspunktes von *Polypodium vulgare* 8 μ große Vakuolen. In den jüngsten Zellen des Centralzylinders sind sie nach HOF sehr klein; er spricht hier von Waben. Teilung und Verschmelzung von Vakuolen ist von WENT (1888) beschrieben.

Auch bei den Protisten kommen Vakuolen vor, von diesen haben die kontraktilen und die Nahrungsvakuolen besondere Funktion. In den letzteren wird die Nahrung unter Ausscheiden von Enzymen verdaut. Auch gewöhnliche Saftvakuolen sind bei Protisten beschrieben. Die *Volvox*-Zellen sollen nach COHN zuweilen einen zentralen Saftraum haben. Größere Vakuolen sind nach KLEBS häufig bei den *Trachelomonas*-Arten, selten dagegen bei den *Euglenen*. Hier, wie bei anderen Protisten (vgl. DEGEN 1905 und S. 276) tritt bei Wirkung ungünstiger Bedingungen, mechanischem Druck, Alkaloidwirkung, hoher Temperatur, eine weitgehende Vakuolisierung des Cytoplasmas ein, so daß es nur aus

¹⁾ Betreffs der Permeabilität der lebensfrischen Vakuolenhaut (über abnorme Bedingungen siehe DE VRIES 1885) sind unsere Kenntnisse durchaus negativ, d. h. wir wissen nur, daß die Haut eine Reihe von Stoffen nicht durchläßt. Dagegen ist nicht bekannt, wie die Salze usw. in den Saftraum kommen, ob durch bloß physikalische Permeabilität oder — was wahrscheinlicher ist — durch einen aktiven Sekretionsvorgang.

großen Vakuolen fast allein besteht und doch gelingt es dann, wenn auch langsam, den normalen Zustand herzustellen (KLEBS 1883, S. 253; vgl. auch BÜTSCHLI 1880—1887, S. 707). — Die Vakuolen der Protisten können möglicherweise auch die Aufgabe haben, das spezifische Gewicht des Körpers zu regulieren. Nach BÜTSCHLI (1880—1887) treten bei den Flagellaten gewöhnliche Vakuolen sehr häufig, meistens jedoch nur in Einzahl auf.

Das so allgemeine Vorkommen von Vakuolen entspricht sicherlich dem elementaren Bedürfnis des Protoplasten, Stoffe, die nicht zum eigentlichen Betriebsmechanismus der lebenden Substanz zu zählen sind, irgendwo unterzubringen. Die kleinen Vakuolen dürften zumeist den ergastischen Bildungen zugehören. Wie PFEFFER (1897, S. 36) hervor gehoben hat, könnten die Vakuolen auch im Dienst der Arbeitsteilung stehen, könnten eventuell gesonderte Laboratorien sein, die „in Austausch und in Wechselwirkung mit den übrigen Protoplasten in recht verschiedener Weise funktionieren dürften“. Zu solchen mehr oder weniger „lebenden“ Vakuolen könnte man auch die Enchylema enthaltenden Waben, bezw. gestreckten Hohlräume zählen, die als Elemente der Cytoplasmastruktur anzusehen sind. Eine scharfe Grenze zwischen Zellsaftvakuolen und Enchylemavakuolen dürfte kaum existieren, wenigstens bei kleinen Vakuolen, wo mikrochemische Reaktionen versagen. Die größeren Vakuolen enthalten wohl immer Zellsaft. Über abnorme Vakuolisierung siehe S. 264f.

Mit dem Streckungswachstum wird das Volumen der Vakuolen sehr vergrößert und sie pflegen mit der Vergrößerung der Zelle zu einem einheitlichen centralen Saftraum zusammenzutreten. Dieser Saftraum spielt im Leben der turgescenten Pflanzenzelle die sehr wichtige Rolle eines Behälters für die osmotisch wirksamen Substanzen. Die Isolierung dieser häufig für das Cytoplasma entweder chemisch (z. B. wegen saurer Reaktion) oder physikalisch (wegen der kolloidausfallenden Wirkung) giftigen Stoffe hinter der semipermeablen Vakuolenwand ist offenbar die erste Voraussetzung für die in der Zelle entwickelten hohen osmotischen Druckkräfte. Daß ein zusammenhängender Saftraum in ausgewachsenen Zellen entsteht, dürfte mit der Plasmaarmut zusammenhängen. Das Cytoplasma wird ja während der ganzen Streckung nicht merkbar vermehrt. Das Wandplasma sendet höchstens dünne Fäden durch den Saftraum. Eine nachherige Zerteilung der Vakuole findet unter starker Volumenzunahme des Cytoplasmas bei der Aggregation in den *Drosera*-Tentakeln statt (siehe unten).

Bei Algen scheint ein solitärer Saftraum etwas seltener vorzukommen. Vakuolen, durch dünne Plasmalamellen getrennt, bilden bei Sphacelarien, Tilopterideen u. a. ein grobes Schaumwerk¹⁾. Zwecks osmotischer Druckentfaltung dürfte eine große Vakuole vorteilhafter als viele kleinere sein, da bei letzteren der sogen. Centraldruck größer ist (PFEFFER 1897, S. 118). In Vakuolen von $0,5\ \mu$ Durchmesser erreicht dieser 1,5—3,0 Atm. Solche sehr kleinen Vakuolen — Permeabilität der Wand für Wasser vorausgesetzt — sind also nur existenzfähig, wenn sie einen entsprechenden osmotischen Gegendruck leisten. Inwieweit die Zerteilung der centralen Vakuole in mehrere Kammern eine besondere Bedeutung hat (etwa in mechanischer oder Stoffwechsel-

¹⁾ Siehe OLTMANNs, 1904, S. 126. Weitere Angaben in Kap. III, S. 249 ff.

hinsicht), bleibt zu erforschen. Reichlich vorhandene Plasmafäden scheinen ein Zeichen lebhafterer Tätigkeit zu sein (S. 265 f.).

b) Die Form der Vakuolen ist sehr wechselnd. Die natürliche Form ist die kugelige, die auch die kleineren, isolierten Vakuolen meist annehmen. Liegen sie dicht aneinander, bekommen sie mehr oder weniger Wabenform. Große Safräume schmiegen sich mit einigen, durch die Plasmamenge und -verteilung bedingten Modifikationen (vgl. S. 239 f.), der Form der Zelle an. In strömende Plasmafäden eingeschlossene Vakuolen nehmen gestreckte Form an, verhalten sich wie man rein physikalisch erwarten kann (PFEFFER 1890; DE VRIES 1886, S. 22, 25). Fig. 143 a, b. Sie können in lebhaften Plasmaströmen sogar fadenförmig werden, sich schlängelnd bewegen und in Tröpfchenreihen zerfallen (A. MEYER 1920, S. 388, 428). Im Wandbelag von *Spirogyra* beobachtete A. MEYER zahlreiche sich verschiebende, gestreckte, gebogene Vakuolen. Sehr gestreckte Gestalten können auch die Ölvakuolen (Ölkörper) annehmen (A. MEYER 1920, S. 355). Möglicherweise lassen sich gewisse Cytosomen unter dem Begriff Vakuolen unterbringen. Wie bei diesen (vgl. S. 306), so kann man auch bei den Zellsaftvakuolen vermuten, daß ihre Form in gewissen Fällen durch „anhomogene Oberflächenspannung“ bestimmt werde; das ist ja übrigens der Fall bei dem durch Plasmafäden durchzogenen Safräum von Haarzellen usw.

c) Eine morphogene Aufgabe kommt nur in ganz bestimmten Fällen der Anordnung usw. der Vakuolen zu. So z. B. in den Mikrosporangien von *Azolla*, für welchen Fall die Ausbildung der Massulae schon S. 240 geschildert wurde.

Nach BERTHOLD (1886, S. 261) soll die Verteilung der Safräume in vielen Fällen ursächlich mit der Entstehung von Membranleisten u. dgl. Wandskulpturen verknüpft sein. In den später luftführenden Zellen der *Sphagnum*-Blätter besitzt der Plasmakörper einen schaumigen Bau, der sich kurz vor dem Auftreten der Leisten vereinfacht, so daß nur Plasmaplatten an denjenigen Stellen der Wand ansetzen, wo später die Leisten entstehen. Auch in den mit Wandskulpturen ausgerüsteten Epidermiszellen verschiedener Organe soll eine entsprechende Verteilung der Vakuolen oder Plasmafalten die Orte der Celluloseablagerung anzeigen. In diesen Fällen haben natürlich die Vakuolen an sich keine Bedeutung, sondern die sie trennenden Plasmaplatten und demgemäß findet man an den Stellen der Wandverdickung vielfach nur freie Vorsprünge, Falten oder Stränge in einem einheitlichen Safräum (siehe S. 241) ¹⁾.

Es ist nicht möglich in den zuletzt geschilderten Fällen zu entscheiden, ob die gestaltende Tätigkeit an die Grenze zwischen Vakuole und Cytoplasma verlegt ist. An eine aktive Tätigkeit der Vakuolenwand wäre z. B. bei der von STRASBURGER, HARPER und DODGE (1914) untersuchten Bildung der Capillitiumfasern in den Myxomycetensporangien zu denken. Hier entstehen zuerst ovale oder unregelmäßig gestaltete Vakuolen, die frühzeitig zu Serien und anastomosierenden Systemen von eckigen Höhlungen miteinander verbunden werden. Durch weitere Differenzierung der Wände dieser Höhlungen entstehen dann die Fasern. Sehr bemerkenswerte Formbildung läßt die Innenschicht der Periplas-

¹⁾ Über „Protoplasmamosaik“ siehe auch MOLISCH 1917. Über Schaumstruktur vgl. KÜSTER 1918.

modien bei Anlage der Sporen von *Equisetum* u. a. Pflanzen erkennen. Jedoch handelt es sich hier nicht um Vakuolenhäute, sondern um vom Cytoplasma gebildete, dann selbständig weiterwachsende Häute¹⁾. Als Formbildung der Vakuolenhaut ist aber die Bildung der sogen. Glochidien an den Massulae von *Azolla* anzusehen (HANNIG 1911, S. 260). Diese eigentümlich geformten Haarbildungen entstehen als Ausstülpungen der fein punktierten Vakuolenhaut (Fig. 147).

Es leuchtet ein, daß solche formativ tätigen Vakuolenhäute oder Cytoplasmamembranen besondere Organe sind, die nicht in eine Reihe mit den gewöhnlichen anscheinend rein physikalischen Gesetzen folgenden Vakuolen gestellt werden können. Darauf deutet auch die immer beobachtete besondere Struktur (feine Punktierung) an diesen formativen Häuten hin (s. HANNIG 1911). Es handelt sich hier wohl kaum um ein physikalisches Grenzflächenhäutchen, sondern um eine Plasmaschicht von meßbarer Dicke. Diese sich selbständig gestaltenden inneren Hautschichten kann man in eine Reihe mit der theoretisch geforderten morphogenen Tätigkeit der äußeren Hautschicht setzen (vgl. S. 319).

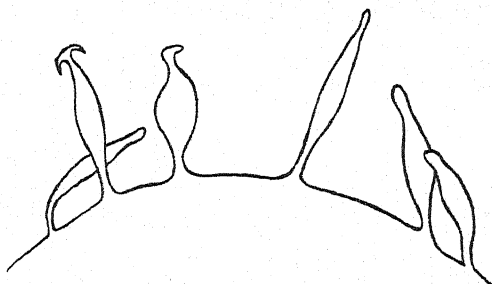


Fig. 147. Vakuolenhaut einer Massula aus dem Makrosporangium von *Azolla* mit Glochidien in verschiedenen Entwicklungsstadien.
Nach HANNIG 1911.

2. Besondere Arten von Vakuolen

Nach der Beschaffenheit der Wandung kann man wohl drei Haupttypen von Vakuolen unterscheiden, nämlich 1. formbildende Vakuolen, 2. kontraktile Vakuolen und 3. „gewöhnliche“ Saft, Öl usw. führende Vakuolen.

Von der ersten Gruppe war vorhin die Rede. Kontraktile Vakuolen werden wir unten besprechen. Die „gewöhnlichen“ Vakuolen haben eine Wand, die sich durch keine besondere Gestaltungs- oder Bewegungsfähigkeit auszeichnet, sondern den Gesetzen der Oberflächenspannung und den physikalischen Einflüssen des Mediums zu folgen scheint. Kleine freiliegende Vakuolen sind also kugelig, größere Safräume haben wenigstens abgerundete Kanten und Ecken, dicht zusammengedrückte Vakuolen formen sich nach den Gesetzen für flüssige Schäume. Die die größeren Safräume häufig durchziehenden Fäden oder Stränge zeugen von der üblichen Tätigkeit freier Cytoplasmaoberflächen und nur in Spezialfällen wird durch diese Zerteilung oder Belebung der Vakuole eine bestimmte Formbildung bezweckt. Übrigens wissen wir nicht, bis zu welchem Grade Wechselbeziehungen zwischen Vakuoleninhalt und Wandplasma für diese innere Pseudopodienbildung verantwortlich sind. Überhaupt sind wir über den Stoffwechsel der Vakuolen und über ihren Stoffaustausch mit dem Cytoplasma sehr unvollständig unterrichtet, was auch die Klassifikation erschwert.

¹⁾ Siehe HANNIG, 1911, S. 209. Hier weitere Literatur.

Aus der recht heterogenen Gruppe der gewöhnlichen Vakuolen sind zuerst diejenigen auszusondern, die mit Enchylema gefüllt sind und daher wahre Elemente des Cytoplasmas darstellen. Wir müssen dieselben hier anführen, weil die Grenze zwischen ihnen und den Saftvakuolen ließend ist und man vielfach nicht ohne eingehende Untersuchung sagen kann, zu welcher Kategorie ein vakuolenähnliches Ding gehört (vgl. S. 252). Betreffs vieler Cytosomen (z. B. CRATOS Physoden, PALLAS Karyoiden usw.) vermag man zurzeit einfach nicht zu sagen, was sie vorstellen sollen (vgl. S. 303).

Besondere Aufgaben haben die Verdauungsvakuolen der heterotrophen Amöben und Plasmodien, die um aufgenommene Nahrungskörper entstehen und später nach erfolgter Funktion meist mit den Resten ausgestoßen werden. Häufig wird zugleich mit den Nahrungskörpern etwas Wasser aufgenommen, so daß ersterer von vornherein in einer Vakuole liegt, die während ihrer Tätigkeit meist heranwächst¹⁾. Ob auch grüne Pflanzen im Besitz von Vakuolen sind, die eine vorbereitende Tätigkeit im Stoffwechsel ausüben, ist nicht bekannt. Durch ihren Inhalt besonders hervortretend sind die Öl- und Sekretvakuolen, die Oxalate, Gerbstoff, Alkaloide usw. enthalten können, also Stoffe, die ohne die schützende Vakuolenhaut das Cytoplasma sofort töten würden. Wie PFEFFER (1888) zeigte, vermag der Zellsaft große Mengen von giftigen Anilinfarbstoffen ohne Schaden für das Protoplasma zu speichern, wenn nur die durchwandernden Stoffe in hinreichend verdünnter Lösung dargeboten werden.

Viele der genannten Vakuolen können vermöge ihres Inhaltes biologisch bedeutungsvoll sein, so die Farbstoff führenden. Das Anthokyan kann gelöst sein, aber auch in kristallisiertem oder amorphem Zustand vorkommen (MOLISCH 1913, S. 236). Lösungen bilden die seltener vorkommenden Farbstoffe Anthophaein und Anthochlor. Schutz gegen Tierfraß bieten die Gifte enthaltenden Zellsäfte (STAHL 1888), besondere Aufgaben haben der Milchsafte (KNIEP 1905), die Schleimsäfte (MOLISCH 1901) usw.

Ob auch um nichtwässerige Einschlüsse Hautschichten entstehen, ist nicht ausgemacht (vgl. S. 314). MOLISCH (1901, S. 38) fand im Milchsafte von *Musa* fettbildende Vakuolen, die manchmal ganz von Öl erfüllt sind. — Nebenbei seien die Elaioplasten erwähnt, aus Öl und einer plasmatischen Hülle bestehende Körper, deren Natur wenig bekannt ist (WAKKER 1888, RACIBORSKI 1893, BEER 1909). Ich verweise betreffs solcher Vakuolen auf die ausführliche Darstellung A. MEYERS (1920).

Über den Inhalt der Saftvakuolen sei folgendes erwähnt (vgl. auch S. 196 und die Zusammenstellung von A. MEYER 1920, S. 391): Von unorganischen Salzen kommen häufig Nitrate und Phosphate (TUNMANN 1913, S. 88) vor, außerdem Sulphate (MONTEVERDE 1890, S. 328) und Chloride (SCHIMPER 1890, S. 212, FITTING 1911). Jodide sind in Florideen nachgewiesen (GOLENKIN 1894).

Von organischen Säuren kommen vor: Oxalate (SCHIMPER, 1890, S. 212), Apfelsäure, Weinsäure, Zitronensäure, Sorbinsäure.

Die Alkohole Mannit und Dulcit sind von BORODIN (1890) und MONTEVERDE (1893) nachgewiesen. Sorbit kommt bei *Sorbus aucuparia* im Fruchtfleisch vor.

Dextrose und Fruktose, Saccharose, Lactose, Inulin u. a. Kohlenhydrate sind häufige Vorkommnisse im Zellsafte.

¹⁾ Über den Aufnahmevorgang bei Amöben siehe JENNINGS 1910, S. 17 ff., bei Plasmodien PFEFFER 1890, S. 149 ff.

Schleim (Pektine) kommt vielfach bei Xerophyten und Halophyten vor. Von Glykosiden sind zu nennen Hesperidin (PFEFFER 1874, S. 535), Saponine (ROSOLL 1884).

Amidoverbindungen (Asparagin) und Eiweißkörper (A. MEYER 1920, S. 87; HEINRICHER 1884; SCHWEIDLER 1910).

Alkaloide, Glykoside, Gerbstoffe usw. (Vgl. Bd. III, Abschnitt „Inhaltsstoffe“).

Der Gehalt spezieller Safräume von Inhaltsstoffen ist natürlich sehr verschieden. Gewisse Stoffe treten nur bei bestimmten Arten auf. Auch die absoluten Mengenverhältnisse wechseln sehr. Bekannt ist der häufig sehr hohe Gehalt der Halophytenzellen an Chlornatrium (vgl. FITTING 1911, LUNDEGÅRDH 1918), die man hier z. B. mit Thalliumsulfat nachweisen kann. Schwerlösliche Stoffe fallen nicht selten aus, so Anthocyan als Kristalle oder Klumpen, Gips (in den *Closterium*-Vakuolen; vgl. H. FISCHER 1884), Gerbstoff als Tröpfchen (PFEFFER 1886, WALLIN 1898) usw.

Solche Ausfällungen können auch künstlich erzielt werden, wenn man den Zellsaft durch Welken oder Plasmolyse konzentrierter macht (Fig. 148), oder aber intra vitam Stoffe hinzusetzt, die chemische Ausfällung bewirken. Durch Konzentrieren des Zellsaftes können Zucker, Inulin, Kalziumphosphat, Kaliumnitrat usw. in kristallinischer Form erhalten werden (MOLISCH 1913). Chemische Fällungen erreicht man z. B. durch Einführen von Antipyrin, Coffein u. a. basischen Stoffen in gerbstoffhaltigen Zellsäften (BOKORNY 1888, PFEFFER 1886, CZAPEK 1910, VAN WISSELINGH 1910).

Solche tropfenähnliche Ausfällungen sind die von LOEW und BOKORNY (1892) aufgefundenen „Proteosomen“, die auch im Cytoplasma auftreten und nach Auswaschen wieder verschwinden. Die Proteosomen treten jedoch nicht in allen Zellen auf, so daß die Hypothese von LOEW und BOKORNY, daß sie aus „aktivem Eiweiß“ beständen, ziemlich haltlos ist (vgl. PFEFFER 1897, S. 57). Auch die Eiweißnatur wird bestritten (KLEMM 1893).

Unter den Vakuolen mit besonderem Inhalt seien erwähnt die Fucosanblasen der Florideen, die nach KYLIN (1912, 1913) aus einer Plasmahaut und flüssigem, gerbstoffhaltigem Inhalt bestehen sollen. Diese Blasen dürften zu CRATOS Physoden gehören. Über ihre Beschaffenheit bestehen übrigens noch Kontroversen. — Zu erwähnen wären hier noch die sogen. Schleimvakuolen der Phycochromaceen (siehe MOLISCH 1913, S. 361).

Betreffs der bei einigen niederen Organismen angenommenen Gasvakuolen, die eine Funktion als Schwebekörper hätten, liegen zerstreute Angaben vor, die aber unter sich nicht sehr übereinstimmen. Eine Verwechselung mit gewöhnlichen Vakuolen, Schwefeltröpfchen usw. scheint nicht ausgeschlossen zu sein (siehe ENGELMANN 1869, KLEBAHN 1895, WILLE 1902, MOLISCH 1903, HINZE 1903).

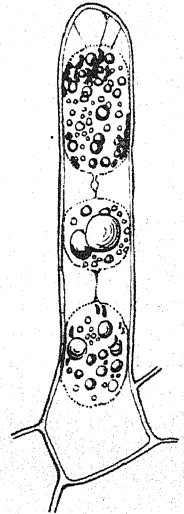


Fig. 148. Wurzelhaar von *Trianea* nach Plasmolyse mit 3% Salpeterlösung. Der Gerbstoff in den Vakuolen ist als Tropfen ausgeschieden. Nach PFEFFER 1890.

Nach einer noch unveröffentlichten Untersuchung von GICKLHORN (aus dem pflanzenphysiologischen Institut zu Graz¹⁾) sollen die „Gasvakuolen“ der Purpurbakterien und Cyanophyceen nicht Gas, sondern einen glykogenähnlichen Kohlehydrat enthalten, und sie haben nach ihm nichts mit der Schwebefähigkeit zu tun. Die Vakuolen besitzen eine deutliche Wandung. Bei Wasserentzug wandelt sich der Inhalt in einen jodbläuenden Stoff um; wird Druck auf die Zelle ausgeübt, so werden die Vakuolen zersprengt und der Inhalt im Plasma gelöst. Regeneration findet in 10–24 Stunden statt.

3. Kontraktile (pulsierende) Vakuolen²⁾

Solche kommen bei den Flagellaten (mit Ausnahme der streng parasitischen und einiger Salzwasserformen), Volvocaceen³⁾, Chlamydomonaden, Amöben⁴⁾, Plasmodien⁵⁾, Schwärmzellen der Algen und Algenpilzen⁶⁾ und tierischen Ciliaten und Rhizopoden vor. Sie unterscheiden sich von den gewöhnlichen Vakuolen dadurch, daß sie sich unter Entleerung des Inhalts periodisch verkleinern bzw. verschwinden und von neuem auftreten oder anschwellen. Eine strenge Grenze zwischen gewöhnlichen und pulsierenden Vakuolen gibt es kaum, da auch die ersteren Größenschwankungen unterworfen sind (PFEFFER 1904, S. 731) und die Pulsation hinsichtlich Frequenz und Amplitude außerordentlich wechselt. Morphologisch haben die Vakuolen bei den meisten zu den Pflanzen gehörenden Mikroorganismen nichts Charakteristisches, nur die Lage der Vakuole ist ziemlich konstant. Bemerkenswert sind die bei *Euglena* und den Infusorien vorfindlichen Vakuolensysteme. Bei Infusorien gibt es kontraktile Vakuolen, die mit kompliziert gebauten Ausführungsgängen versehen sind. Eine sichtbare Differenzierung der Wandschicht scheint in keinem Falle vorhanden zu sein.

Die kontraktilen Vakuolen sind zumeist in geringer Zahl (1–3) vorhanden. Nur die Plasmodien der Myxomyceten besitzen deren viele.

Die Lagerungsverhältnisse der kontraktilen Vakuolen wechseln sehr. Sie scheinen bei den Flagellaten, mit Ausnahme der Euglenaceen, stets dicht unter der Körperoberfläche ihren Sitz zu haben (BÜTSCHLI 1880–1887, S. 709). Bei höheren Typen der Protisten haben die Vakuolen eine konstante Lagerung, hierbei scheint bei verschiedenen Organismen fast jede beliebige Stelle unter der Körperoberfläche zum Sitz der Vakuole werden zu können. Dennoch sind besonders häufig die beiden Körperenden ihr Sitz, am häufigsten jedoch das vordere und zwar finden sich die Vakuolen dann meist sehr dicht an der Geißelbasis. Weiterhin tritt als sehr allgemein verbreitete Regel hervor, daß bei Gegenwart von zwei oder mehr Vakuolen diese sich fast immer dicht beieinander finden (BÜTSCHLI a. O., S. 710). Monadineen und Bodonineen haben die Vakuole zumeist im Vorderende, desgleichen Euglenoidineen; *Rhizomastigina* und *Polymastigina*

¹⁾ Nach brieflicher Mitteilung seitens des Herausgebers.

²⁾ Vgl. PFEFFER 1904, S. 730 ff.

³⁾ BÜTSCHLI 1880–1887, S. 708; COHN 1877; KLEBS 1883; SENN 1900; OLTMANNS 1904, 1905 u. a.

⁴⁾ BÜTSCHLI 1880–1888; RHUMBLER 1898.

⁵⁾ DE BARY 1864; CIENKOWSKI 1863; PFEFFER 1890.

⁶⁾ CIENKOWSKI 1876; DODEL 1876; STRASBURGER 1880; FALKENBERG 1882; ROTHERT 1892; OLTMANNS 1904, 1905.

(KLEBS) häufig im Hinterende. Die kontraktile Vakuolen können auch mehr oder weniger regelmäßige Wanderungen im Plasmaleib durchmachen. Bei *Hexamitus Dujardinii* (BÜTSCHLI, KLEBS 1893, S. 336) hat die Vakuole keinen bestimmten Platz. Die Systole findet gewöhnlich am Hinterende statt, während die Bildung teils in der Nähe der alten Vakuole, teils an anderen Stellen des Körpers geschieht und die neue Vakuole nach dem Hinterende geschoben wird. Bei stark gedrückten Exemplaren konnte KLEBS hier mehrere kontraktile Vakuolen beobachten, die an verschiedenen Stellen des Körpers auftraten und verschwanden.

Wenn zwei Vakuolen vorhanden sind, pflegt die Kontraktion abwechselnd zu erfolgen wie bei *Gonium pectorale* (COHN 1854). In anderen Fällen wurde gleichzeitige Kontraktion beobachtet (CIENKOWSKI 1865). In den Plasmodien scheinen sich die einzelnen Vakuolen ziemlich unabhängig voneinander zu verhalten, indem sie keine bestimmte gegenseitige Zeitfolge der Kontraktionen einhalten (PFEFFER 1890, 1904).

Die kontraktile Vakuolen sind zumeist klein. Im Plasmodium von *Aethalium septicum* und *Chondrioderma* haben sie einen größten Durchmesser von 4—10 μ (PFEFFER 1890, S. 192). Bei dem Infusor *Glaucocystis* sind sie nach DEGEN (1905) 6—9 μ groß. Bei *Amoeba proteus* ist nach RHUMBLER (1898) die Vakuole im Verhältnis zum Körpervolumen so groß, daß letzterer bei der Systole ansehnlich verkleinert wird.

Die Vakuolentätigkeit verläuft in der Weise, daß auf ein schnelles Kleinerwerden (Systole) eine langsamere Vergrößerung (Diastole) der Vakuole erfolgt. Bei verschiedenen Infusorien dauert die Systole etwa $\frac{1}{2}$ Sekunde bei einer Frequenz von 12—15 Sekunden (DEGEN 1905, S. 164). Nach einer kurzen Unsichtbarkeit taucht die Vakuole rasch wieder auf, um bei der Maximalgröße eine kurze Zeit zu ruhen. Bei den Plasmodien arbeiten diejenigen Vakuolen, die in der Systole nicht ganz verschwinden, langsamer als die anderen (PFEFFER 1890, S. 192).

Die Pulsfrequenz (Pulssekundenzahl, DEGEN 1905) ist unter gleichen Bedingungen für jedes Individuum ziemlich konstant. Dagegen besteht eine recht ansehnliche Variabilität innerhalb der Arten. Bei den Schwärmern von *Ulothrix* ist das Zeitintervall zwischen zwei Pulsationen 12—15 Sekunden (STRASBURGER 1880, S. 78), bei *Draparnaldia* Zoosporen 28—30 Sekunden (DODEL 1876), bei *Gonium* 26—60 Sekunden (COHN 1854), bei *Euglena* 30 Sekunden (KLEBS 1883), bei den Plasmodien von *Aethalium* und *Chondrioderma* 60—90 Sekunden (CIENKOWSKI 1863). Bei vielen Infusorien werden ähnliche Werte wie bei pflanzlichen Schwärmern erreicht (DEGEN 1905), doch scheint es keine bestimmte untere Grenze der Frequenzzahl zu geben: So streichen zwischen zwei Pulsationen bei *Amoeba verrucosa* 5—8 Minuten (RHUMBLER 1898, S. 259), bei *Spirostomium teres* 30—40 Minuten (BÜTSCHLI 1880—1888, S. 1454).

Die Pulsation ist von äußeren Bedingungen abhängig, doch scheinen nach Beobachtungen von KLEBS (1883) und ROSSBACH (1872) die kontraktile Vakuolen resistenter zu sein als andere Bewegungsvorgänge im Protoplasma. Nach KLEBS fahren die Pulsationen bei *Euglena* sogar eine Zeitlang fort, wenn das Cytoplasma durch Erhitzung oder Druck partiell zerstört ist, allerdings mit verändertem Rhythmus. Selbst bei abgestorbenen Exemplaren können die Bewegungen der Vakuolen für eine Weile wiederkehren.

Daß die Pulsfrequenz mit der Temperatur verändert wird, wies zuerst ROSSBACH (1872) an Infusorien nach. KLEBS (1883, S. 251) fand bei *Euglena* ein Optimum bei 32° . Mit Infusorien, vornehmlich *Glaucoma colpidium*, arbeitete auch DEGEN (1905), der den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Tätigkeit der kontraktilen Vakuole eingehend untersuchte. Bei Temperaturen um 0° ist der Puls unregelmäßig und sehr langsam, von 3° aufwärts beginnen regelmäßige Pulsaktionen, die mit steigender Temperatur immer schneller werden, bis 34° , wo ein Optimum mit ganz fieberhafter Bewegung liegt. Bei überoptimaler Temperatur sinkt die Kurve wieder sehr rasch (siehe Fig. 149).

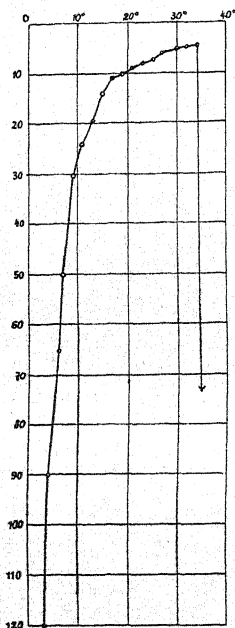


Fig. 149.
Pulsfrequenzkurve bei
steigender Temperatur.
Nach DEGEN.

Von den übrigen Einwirkungen ist namentlich das Verhalten in osmotisch wirksamen Lösungen interessant. Es zeigte sich, daß isosmotische Lösungen in gleichem Grade die Pulsfrequenz herabsetzten. Nach KLEBS (1883) und MASSART (1889) findet jedoch eine allmähliche Akkommodation an konzentrierte Lösungen statt. — Chemisch wirken eine Reihe von Stoffen (vgl. KLEBS 1883, ROSSBACH 1872), zumeist in retardierendem Sinne. Nach DEGEN u. a. hängt die Retardation der Pulsfrequenz häufig mit einer abnormen Vergrößerung (Dilatation) der Vakuole zusammen. Bei weitgehender Dilatation hört die Pulsation auf, kehrt aber bei Auswaschen des Dilatationsmittels zurück.

Läßt man 0,5—1,5 %ige Chlornatriumlösung auf eine *Euglena Ehrenbergii* allmählich einwirken, so vergrößert sich die Hauptvakuole (vgl. unten), bis sie schließlich das ganze Vorderende des Körpers einnimmt; die Pulsation und auch die Plasmaströmung steht still (KLEBS 1883, S. 248). Beim Auswaschen kehrt wieder Leben und Bewegung zurück.

Betreffs der Arbeitsweise der kontraktilen Vakuolen sei bemerkt, daß sie, wenn keine Entleerungsgänge vorhanden sind oder die Vakuole ganz peripher liegt, bei der Systole Wasser in das umgebende Cytoplasma hineinpressen¹⁾. Das bei der Diastole aufgenommene Wasser kommt immer aus dem Cytoplasma. Da die äußere Hautschicht (Pellicula) für Wasser permeabel ist, kann auch bei mangelnden Entleerungsporen ein Austausch mit der Umgebung bewirkt sein. Eine Entleerung direkt nach außen wird am einfachsten dadurch erzielt, daß sich die Vakuole der Oberfläche nähert und dort berstet (so bei Amöben [Fig. 150], Plasmodien; vgl. PFEFFER 1890).

Bei *Euglena* (und Infusorien) gibt es ein recht kompliziertes Vakuolensystem (s. Fig. 151), bestehend aus einer als Behälter funktionierenden Hauptvakuole, die sich wahrscheinlich durch eine trichterförmige Öffnung

¹⁾ In bestimmten Fällen oder unter besonderen Bedingungen (vgl. DEGEN 1905) wird das herausgepreßte Wasser nicht gleich vom Cytoplasma aufgesogen, sondern bildet einen Kranz kleiner Vakuolen um die Hauptvakuole (vgl. Fig. 152).

in der Membran entleert und einer bis mehreren in die Hauptvakuole mündenden, pulsierenden Nebenvakuolen (KLEBS 1883, S. 246 ff.). Die Nebenvakuolen entstehen durch Zusammenfließen kleinerer Vakuolen

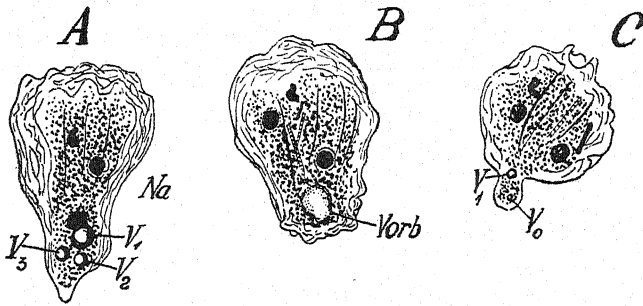


Fig. 150. *Amoeba verrucosa*. A Mit drei Vakuolen V_1 — V_3 , die später zu einer zusammenfließen. B Die Vakuole hat eine Vorbeugung gegen das Ektoplasma gebildet. C Der Inhalt ist entleert und es ist nur noch ein Rest V_o zurück, während sich eine neue Vakuole bei V_1 zu bilden beginnt. Nach RHUMBLER 1898.

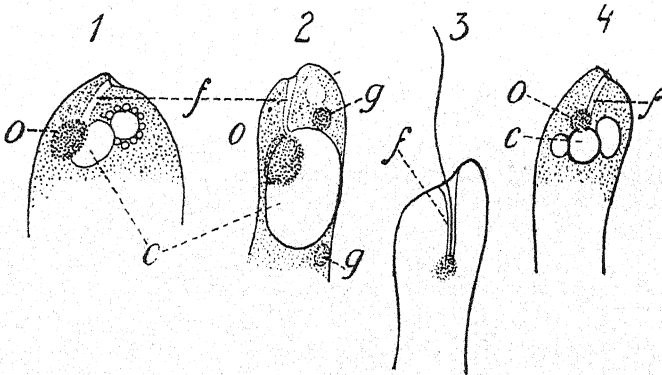


Fig. 151. Vakuolensystem von *Euglena*. 2 Abnorme Dilatation der Hauptvakuole. 3 Der Geißelansatz. Nach KLEBS 1883.

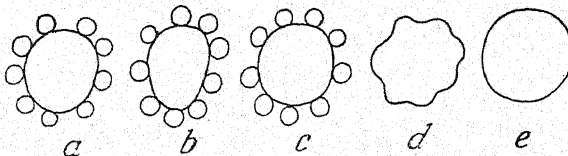


Fig. 152. *Glaucoma colpidium*. Austreiben der Nebenvakuolen unter Formveränderung der ausgewaschenen, dilatierten Vakuole. Nach DEGEN.

dritten Grades. Die Nebenvakuole, zuerst bohnenförmig, wird kugelig, drückt dann die Wand der Hauptvakuole etwas ein und verschmilzt mit ihr. Nach der Verschmelzung rundet sich die Hauptvakuole langsam ab und geht auf ihr ursprüngliches Volumen zurück. Schon während der Vergrößerung der Nebenvakuole sieht man an ihrer Peripherie einen

Kranz von Vakuolen dritten Grades entstehen, die in dem Moment der Verschmelzung von Haupt- und Nebenvakuole in den soeben von der letzteren eingenommenen Raum stürzen, sich in dem Maße vergrößern, als die Hauptvakuole sich abrundet und verkleinert und wieder zu einer Nebenvakuole verschmelzen. Das Spiel beginnt dann von neuem.

Über die Mechanik der Pulsationen bestehen verschiedene Ansichten; eine durchgeführte Theorie der kontraktilen Vakuolen gibt es noch nicht. Daß die Pulsation nicht auf osmotischen Schwankungen im Cytoplasma beruhen kann, hat PFEFFER (1904, S. 734) auseinandergesetzt. Die Systole setzt eine Abnahme des osmotischen Druckes in der Vakuole voraus; die Verkleinerung könnte dann durch den Zentraldruck besorgt werden (PFEFFER 1904, S. 734 und S. 321 oben), durch den Wasser durch die Vakuolenwand hindurchgepreßt wird. Ein Einreißen der Wand ist nicht beobachtet worden. Wie die vorausgesetzte innere Druckminderung stattfindet, ob durch chemische Umsetzung (Molekülvergrößerung) oder Exosmose, weiß man nicht. Am wahrscheinlichsten ist wohl Exosmose infolge plötzlich einsetzender Permeabilitätserhöhung der Vakuolenwand, sobald die Vakuole ihre maximale Größe erreicht hat (vgl. DEGEN 1905). Während der Füllung der Vakuole (Diastole) muß man natürlich Impermeabilität der Wandung annehmen, außerdem eine Neubildung osmotisch wirksamer Substanz. DEGEN nimmt eine Persistenz der Vakuole an, obwohl sie häufig vor den Augen ganz verschwindet. BÜTSCHLI, RHUMBLER, PFEFFER u. a. finden aber in ihrem vollständigen Verschwinden nichts Merkwürdiges (PFEFFER 1904, S. 735). Daß die Vakuole immer an demselben Platz auftaucht, kann ja auf besonderer Beschaffenheit des Plasmas an dieser Stelle beruhen. Für die osmotische Theorie spricht u. a. DEGENS oben erwähnter Befund über die gleiche Wirkung isosmotischer Lösungen. — Selbstverständlich gibt es auch andere allerdings nicht sehr wahrscheinliche Erklärungsmöglichkeiten, wie z. B. daß die Hautschicht der Vakuole aktiv kontraktil wäre (VERWORN 1915 u. a.). RHUMBLER (1898, S. 256 ff.) versucht physikalische Erklärungsgründe (Oberflächenspannungsverhältnisse) beizubringen.

Obwohl die Haut der kontraktilen Vakuole wie jede andere Vakuolenhaut aussieht (vgl. DEGEN 1905, S. 188), muß man annehmen, daß sie eine besondere Metastruktur hat. Hierfür spricht natürlich erstens ihre Funktion, zweitens ihre große Widerstandsfähigkeit gegen schädliche Eingriffe (vgl. jedoch das Verhalten der gewöhnlichen Vakuolen S. 316), ferner z. B. der Umstand, daß viele eiweißfällende Stoffe nur die kontraktile Vakuole, nicht aber die Lösungsvakuolen zur Dilatation bringen (DEGEN 1905). Unnötig erscheint aber die Annahme einer Autonomie der Wandung. Hiergegen sprechen auch Erfahrungen über spontane Neubildung von kontraktilen Vakuolen (MAUPAS 1883, KLEMENSIEWICZ 1903), sowie DEGENS Befund (1905, S. 182; siehe Fig. 153), daß die kontraktile Vakuole gewöhnliche Lösungsvakuolen aufnehmen kann, ohne ihre Funktion zu ändern (vgl. dagegen PFEFFER 1890). In besonderen Fällen könnten allerdings die Vakuolen den Charakter eines autonomen Organs haben, z. B. bei den Euglenen, wo sie sich durch Teilung fortpflanzen sollen (KLEBS 1883, S. 280). Hier soll die Vakuolenhaut auch eine derbere Konsistenz haben. Im Leben ist sie stark lichtbrechend. Auch das umgebende Plasma kann sich durch größere Lichtbrechung auszeichnen. In anderen Fällen, z. B. bei gewissen Amöben (RHUMBLER

1898, S. 257) erscheinen die kontraktile Vakuolen wie Flüssigkeitstropfen ohne sichtbare Wandung. Übrigens hat man kein Recht, a priori die gleiche Mechanik bei allen kontraktile Vakuolen vorauszusetzen. Sicher gibt es hier primitivere und mehr entwickelte Typen.

Auch über die ökologische Bedeutung der kontraktile Vakuolen gehen die Meinungen auseinander. Daß sie etwas mit dem Stoffaustausch oder dem inneren Stoffumsatz zu tun haben, ist sehr naheliegend anzunehmen¹⁾. Bei Infusorien pumpen sie nach MAUPAS (1883) und DEGEN (1905) in 2—40 Minuten ein Quantum Wasser hindurch, das dem Körpervolumen gleich ist. Nach einer zuerst von HARTOG (1888) ausgesprochenen, später von DEGEN (1905) weiter entwickelten Hypothese soll die kontraktile Vakuole eine Bedeutung als Regulator der Wasserimbibitionsverhältnisse nackter Zellen haben.

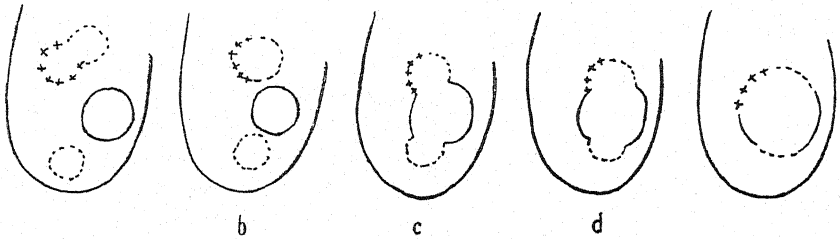


Fig. 153. *Glaucoma colpidium*. Lösungsvakuolen, die beim Auswaschen der Gerbsäure entstehen, verschmelzen unter sich und mit der kontraktile Vakuole (ausgezogene Kontur). Nach DEGEN 1905.

4. Die Aggregation in den *Drosera*-Tentakeln²⁾

Unter Aggregation versteht man einen in den Tentakelköpfchen beginnenden und in dem Tentakelstiel fortgeleiteten intracellulären Prozeß, wobei das Plasma unter charakteristischen Bewegungen im Verhältnis zum Zellsaft an Volumen zunimmt. Die Aggregation wurde zuerst von DARWIN (1876), dann von SCHIMPER (1882), GARDINER (1885), DE VRIES (1886) GOEBEL (1893) u. a. geschildert. Sie wird von mechanischen und chemischen Reizen ausgelöst. Neuerdings prüfte ÅKERMAN (1917) eine Reihe von chemischen Stoffen im Hinblick auf ihre Aggregation auslösende Wirkung.

Sehr starke Aggregation lösen Fleischextrakt, Pepsin und Diastase in 0,25—0,5 % Lösung aus. Starke Aggregation bewirken Eiweiß und Albumin aus Eiern, Pepton, Phosphorsäure (0,01 %) und Monophosphate von Kalium, Natrium und Ammonium (0,5—1 %), ferner Äthylalkohol (5 %). Schwach aber deutlich wirken Asparagin, Harnstoff (0,5 %), Äthyläther. Keine Wirkung hatte Salzsäure, Schwefelsäure, Milchsäure, Nitrate, Sulfate, Karbonate und Chloride von Kalium und Natrium, Coffein, Theobromin, Chinin, Methylenblau, Neutralrot, Traubenzucker.

Im allgemeinen scheint basische Reaktion die Wirkung auszuschießen (ÅKERMAN 1917, S. 169), ferner auch eine schon vorhandene Aggregation in kurzer Zeit rückgängig zu machen. — Wegschneiden

¹⁾ Literatur bei PFEFFER (1904, S. 737), KLEBS (1883, S. 251).

²⁾ Vgl. PFEFFER, 1904, S. 466.

des Tentakelkopfes hindert nicht das Zustandekommen der Aggregation auf chemische Reize im Stiel. Man studiert die Aggregation bequem nach Reizung mit Pepsin (ÅKERMAN 1917). Sie ist am stärksten im oberen Teil des Tentakels, wo sie auch immer anfängt.

Die ruhenden Zellen führen einen dünnen Wandbeleg aus Cytoplasma und dunkelroten Zellsaft (Fig. 154). Nach der Reizung beginnt das Wandplasma zu strömen (DE VRIES 1886, S. 7), zuerst rotierend, dann zirkulierend (GARDINER 1885), indem schon nach einigen Minuten Plasmafäden auftreten, die die Vakuole in verschiedenen Richtungen durchsetzen

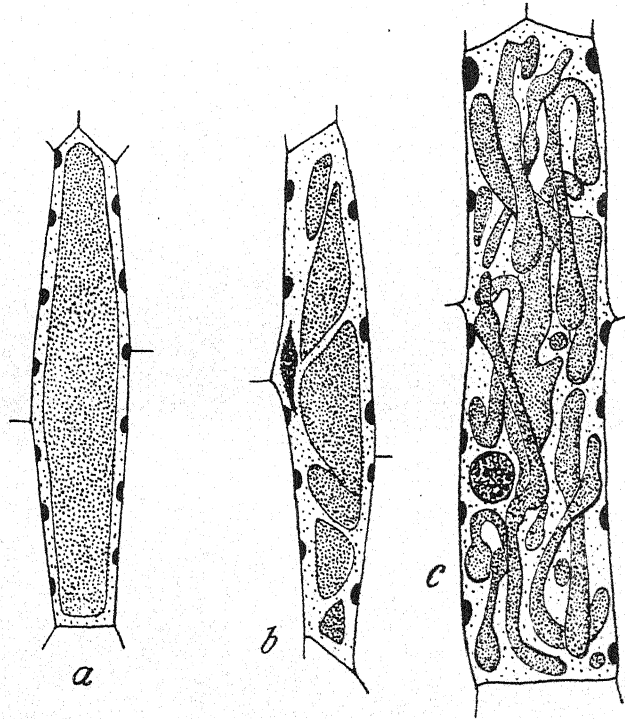


Fig. 154. Zellen aus der Tentakelepidermis von *Drosera rotundifolia*. a Ungereizte Zelle; b Anfang und c Maximum der Aggregation. Zellsaft dunkel gehalten. Nach Å. ÅKERMAN 1917.

(ÅKERMAN 1917, S. 154, 1915, S. 13). Statt Fäden können sich Bänder oder Platten vom Wandplasma nach Innen erheben und die Vakuole in mehrere kleine Räume zerteilen. Die Konfiguration der Stränge und Platten wechselt unaufhörlich und das Bild wird immer komplizierter. Die Teilvakuolen verändern Form und nehmen amöboide, langgestreckte u. a. Gestalt an. Während der Aggregation schwillt das Cytoplasma mächtig an, indem es den Vakuolen Wasser entzieht. Es wird infolgedessen spezifisch leichter als der Zellsaft, während in ruhenden Zellen das Umgekehrte der Fall ist (ÅKERMAN 1917). Dementsprechend erhöht sich der Turgordruck bedeutend (ÅKERMAN 1917, S. 178). — Die Aggregation geht nach einigen Stunden wieder zurück, die Volumenzunahme des Cytoplasmas doch erst nach dem Aufhören der Reizung.

Als Begleiterscheinung der Aggregation treten nach starker chemischer Reizung Ausfällungen im Zellsaft auf (Granulation nach GOEBEL 1893). Solche körnigen Ausfällungen werden auch in anderen Objekten beobachtet, wenn man Ammoniumkarbonat, Coffein u. a. Stoffe in die Zelle hineindiffundieren läßt (vgl. BOKORNY 1888, GOEBEL 1893, S. 199). Die fällbaren Stoffe dürften vielfach Gerbstoffe sein. In der Natur tritt Granulation außer bei *Drosera* auch in den Drüsenorganen von *Cephalotus*, *Drosophyllum*, *Aldrovandia* und *Nepenthes* im Zusammenhang mit der sekretionsanregenden Reizung auf, dagegen nicht z. B. bei *Utricularia* und *Pinguicula* (SCHIMPER 1882, S. 231, GOEBEL 1893, S. 192). — Die Granulation im Zellsaft ist nur eine einfache chemische Ausfällung, dagegen könnten ja die sie bedingenden Stoffe im Zusammenhang mit den durch Reizung ausgelösten Sekretionsvorgängen gebildet werden. Daß chemische Stoffe auch in anderer Weise die Konfiguration des Protoplasmas beeinflussen können, wurde vorher geschildert (Kap. IV).

Die Aggregation ist ein Beispiel dafür, wie die Form der Vakuolen durch Bewegung und Pseudopodienbildung seitens des Wandplasmas weitgehend verändert wird. Irgendwelche aktive Gestaltungstätigkeit kommt, entgegen DARWINS Annahme (1876), den Vakuolen sicher nicht zu. Wir können den Vorgang in eine Reihe mit den S. 239 ff. beschriebenen inneren Gestaltsveränderungen des Cytoplasmas stellen. Ob auch in anderen Fällen von Zerteilung der Vakuole der Wassergehalt des Cytoplasmas verändert wird, ist zurzeit nicht untersucht, obwohl es schon aus den Turgorvariationen in den meisten Zellen wahrscheinlich ist, daß solche Imbibitionsschwankungen vorkommen.

IX. Die Cilien

1. Vorkommen und Beschaffenheit der Cilien¹⁾

Cilien kommen im Pflanzenreich nur an frei beweglichen Zellen oder Zellkolonien vor. Sie sind die wichtigsten Organe der lokomotorischen Bewegung, die nur in einigen Pflanzengruppen (Myxomyceten, Bacillariaceen, Desmidiaceen, Myxophyceen) ohne Cilien besorgt wird. Folgende Organismen und Zelltypen haben Cilien: Bakterien, Flagellaten, Dinoflagellaten, Volvocaceen, die Gameten bzw. männlichen Geschlechtszellen und Schwärmsporen von Chlorophyceen, Chytridiaceen und Saprolegniaceen, die Schwärmer der Myxomyceten, die Spermatozoiden der Characeen, Phaeophyceen, Bryophyten, Pteridophyten, Cycadeen und Ginkgoaceen.

Die Cilien treten unter den aufgezählten Zelltypen in verschiedener Zahl, Lage und Größe auf. Eine einzige Cilie haben *Euglena*, *Chromatium*, *Cholera* bacillen u. a., zwei Cilien besitzen *Chlamydomonas*, *Fucus*-Spermatozoiden, Schwärmer von *Cladophora* u. a., vier Cilien haben z. B. die *Ulothrix*-Schwärmer, während mehrere Bakterien (Typhus-Bacillen, *Bacillus syncyanus*, *Clostridium butyricum* u. a.), Farnspermatozoiden, *Vaucheria*-Schwärmer usw. mit vielen Cilien versehen sind. Bei den Bakterien sind sie häufig zu einem Schopf verflochten (REICHERT 1909, ULEHLA 1911, BUDER 1915). Die *Vaucheria*-Schwärmer sind mehrkernig und jedem Kern entsprechen zwei Cilien.

¹⁾ Vgl. die entsprechenden Abschnitte des speziellen Teiles dieses Handbuches.

Die *Volvox*-Kugeln sind Kolonien von einkernigen Zellen, die mit zwei oder mehr Cilien versehen sind; die Cilien sind über die Oberfläche der Kolonie gleichmäßig verteilt und bewegen sich in demselben Rhythmus. Bei gewissen Farnspermatozoiden sind dagegen die Cilien kranzförmig an dem Kopfende angesammelt. Ähnliches gilt für die Schwärmer von *Oedogonium*. Bei Farnspermatozoiden und bei Gymnospermspermatozoiden stehen die Cilien auf einer Spirallinie. Gewisse Bakterien besitzen an jedem Ende ein Bündel von Cilien, es sind jedoch solche, die in Teilung begriffen sind. Beim Schwimmen funktioniert hier nur das eine Cilienbündel, und diese Bakterien bewegen sich offenbar mit gleicher Leichtigkeit vorwärts wie rückwärts. Ein von ÜLEHLA (1911, S. 694) untersuchtes *Clostridium* besitzt an jedem Ende eine lange korkzieherähnliche Cilie. Diese Bakterie kann leicht umwenden, dadurch, daß die Cilien sich senkrecht gegen die Körperachse stellen (Fig. 155).

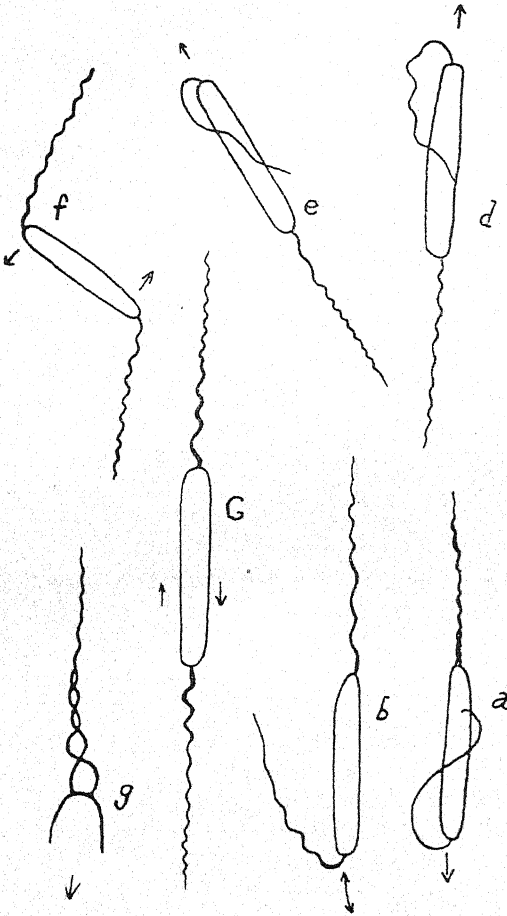


Fig. 155. *Clostridium* spec. a Ein schwimmendes (gleitendes) Individuum. Die hintere Geißel allein tätig. a–e Umkehrung der Bewegungsrichtung, hergestellt durch das Ausstrecken der vorderen untätigen Geißel und Umliegen der bisher tätigen. f ein Fall, in dem beide Geißeln tätig bleiben. Das Individuum dreht sich auf der Stelle. g Basalteil der tätigen Geißel vergrößert. Zeigt Doppelbilder der exzentrischen Schraube.

Nach ÜLEHLA 1911.

Gewöhnlich stehen die Cilien am Vorderende (Mundende) der Zelle, das sich häufig auch durch ein hyalineres und farbloses Plasma auszeichnet (z. B. Keimfleck der *Oedogonium*-Schwärmer) oder durch die Anwesenheit eines Augenflecks oder durch schwach asymmetrischen Bau. Ausnahmsweise stehen die Cilien auf dem hinteren Ende des Körpers, wie bei *Chytridium vorax*

(STRASBURGER 1878, S. 11) und *Polyphagus Euglenae* (NOWAKOWSKI, COHNS, Beitr. Bd. 2, S. 208) oder sind seitlich inseriert, wie bei den Dinoflagellaten und den Spermatozoiden von *Fucus*.

Die Ansatzstelle der Cilien hat häufig eine andere Beschaffenheit als das übrige Cytoplasma. STRASBURGER (1900) stellt die warzenförmige

Körperspitze der Schwärmer von *Cladophora* (Fig. 156b) und *Bryopsis*, an deren Basis die Cilien befestigt sind, unter seinen Begriff Kinoplasma, womit allerdings keine Einsicht in ihre Beschaffenheit oder Funktion gewonnen ist. Auch bei anderen Schwärmsporen (z. B. *Vaucheria*) sollen nach STRASBURGER die Cilien in ein besonders differenziertes Cytoplasmapolster versenkt sein. Dieses scheint bei anderen Zellen zu fehlen, während bei den Phaeophyceen die Geißeln in naher morphologischer Beziehung zum Augenfleck stehen sollen (OLTMANN 1905, S. 26). Bei den Flagellaten und Dinoflagellaten sind die Cilien in Membranfalten eingesenkt. Hier setzen sie sich weiter in das Plasma fort (KLEBS 1893, BÜTSCHLI 1888) und sollen nach gewissen Forschern in Verbindung mit einem besonders differenzierten, den Kern einschließenden Cytoplasmakörper stehen, der Verwandtschaft mit STRASBURGERS „Kinoplasma“-Körpern verrät (PLENKE 1899, PROWAZEK 1903). Wir kommen auf diese genetischen Beziehungen zwischen Basalstück der Cilien und besonderen

Cytoplasmastrukturen unten zurück.

Auch bei den Flagellaten kommt es vor, daß die Cilien an oder in einem am Mundende vorspringenden Cytoplasmahöcker befestigt sind. So z. B. bei *Bodo globosus* (KLEBS 1893, Fig. 160). Bei der Phytomonadinee *Polytomella agilis* sind die Cilien an den Ecken einer kreuzförmigen Plasma-

bildung befestigt, die aus einem Porus in dem Periplast hinausragt (DOFLEIN 1919, S. 1). Da die Cilien immer in lebendiger Verbindung mit dem Cytoplasma stehen, treten sie, wo eine deutliche Membran vorhanden ist, wie bei den Bakterien, durch feine Poren in derselben heraus.

Die Größe der Cilien kann sehr verschieden sein. Man hat zwischen Cilien (Flimmer) und Flagellen (Geißel) unterschieden. Die erstgenannten sollen in großer Anzahl die Zelloberfläche bekleiden und sind meistens kurz, die letzteren sind lang, in geringerer Zahl vorhanden und an einem bestimmten Punkt oder einer begrenzten Fläche

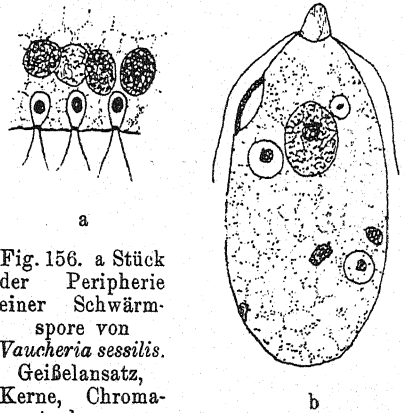


Fig. 156. a Stück der Peripherie einer Schwärmspore von *Vaucheria sessilis*. Geißelansatz, Kerne, Chromatophoren.

b Schwärmspore von *Cladophora lacteivirens*. Chrom-Osmium-Essigsäure. S.-G.-O.-Färbung. Vergr. 1500. Nach STRASBURGER 1900.

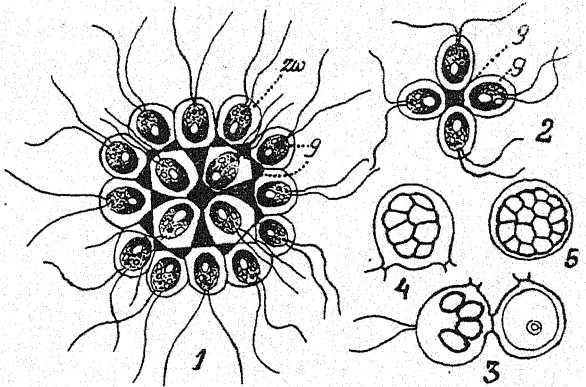


Fig. 157. *Gonium pectorale*. Aus OLTMANN 1904.

befestigt (vgl. PFEFFER 1904, S. 699, ÜLEHLA 1911, S. 645f.; hier die Literatur). Es gibt Übergänge zwischen den beiden Gruppen und da es die verschiedensten Bewegungstypen gibt, hat es keinen Zweck, allzuviel Gewicht auf die erwähnte Nomenklatur zu legen. Wir sprechen also auch fernerhin von Cilien in allgemeiner Bedeutung, obwohl dieselben bei den Pflanzen meistens geißelähnlich sind.

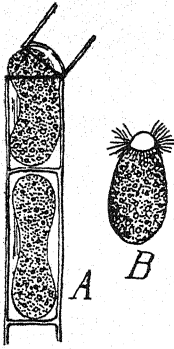


Fig. 158. Schwärm-spore von *Oedogonium*. A unreife, B reife Spore. Aus [Bonner Lehrbuch.

Gibt es zwei oder mehr Cilien, so sind sie entweder gleich oder haben ein verschiedenes Aussehen und verschiedene Funktion. Im letzteren Fall spricht man von Heterokontie und solche kommt z. B. bei den Dinoflagellaten vor, wo die eine Geißel nach vorn gerichtet ist, die andere nach der Seite. Unter den Flagellaten haben mehrere Monadineen eine lange Schwimmgeißel und eine sehr kurze Nebengeißel. Bei *Bodo saltans* ist die „Schleppgeißel“ meistens länger als die „Schwimmgeißel“. Auch bei den *Marchantia*-Spermatozoiden kommt Heterokontie vor (s. ÜLEHLA 1911, S. 724). Siehe Fig. 160. Bei einer neuerdings von PASCHER (1917, S. 193) beschriebenen Monade, *Ulochloris*, gibt es außer den zwei freien Geißeln noch zwei ebenfalls dem Vorderende entspringende „Saumgeißeln“, die z. T. an der Körperoberfläche haften und undulierende Bewegungen ausführen (Fig. 162).

Die Form und Struktur der Cilien ist wegen ihrer schnellen Bewegung schwierig zu ermitteln. Andererseits werden sie nach dem Sterben schnell desorganisiert. Die Angaben über ihr Aussehen und ihre Zahl begründen sich deshalb meist auf Beobachtungen an erschöpften Individuen oder an solchen, wo der Cilienschlag durch Zusatz von Pflanzenschleim oder neutralisierter Gelatine gedämpft wurde. Man hat auch, namentlich betreffs der Bakterien, besondere Fixierungs- und Färbungsmethoden für die Darstellung der Cilien ausgearbeitet (s. LÖFFLER 1889, A. FISCHER 1894, 1895 u. a.).

Die Geißeln können über ihre ganze Länge gleich dick sein oder nach der Spitze hin dünner werden¹⁾. Sie sind cylindrisch (z. B. bei *Euglena*) oder bandförmig (z. B. bei *Peranema trichophorum*, PLENCE 1899, S. 225, ÜLEHLA 1911, S. 677) oder haben ovalen Querschnitt (z. B. bei den Myxamöben, PLENCE 1899). Sie können homogen oder mit einem axialen Strang oder einer Aushöhlung versehen sein; auch Cilien mit seitlich liegendem Achselfaden kommen vor (z. B. *Trachelomonas*, PLENCE 1899). Bei den Chryptomonadineen ist die Geißel bandförmig und abwechselnd gedreht (ÜLEHLA 1911: vgl. a. PLENCE 1899).

Fig. 159. Bandförmige Cilie einer Myxamöbe mit seitlich liegendem Achselfaden. Nach PLENCE.

¹⁾ Die von gewissen Autoren beschriebene scheibenförmige Anschwellung der Geißelspitze von Englenen ist nach KLEBS (1883, S. 225) ein Zeichen des Absterbens. Die Flagellatengeißel endet stumpf oder schwach konvex (vgl. PROWAZEK 1900). Über Tiergeißeln siehe PÜTTER (1903). Nach FISCHER (1894, S. 231) soll die Anschwellung der *Euglena*-Geißelspitze eine Reaktion auf Kontaktreiz sein.

Nach PROWAZEK (1900) ist die Geißelsubstanz meist körnchenfrei und verschiedene andere Forscher, wie KLEBS (1883), BÜTSCHLI (1890) u. a. beschrieben die Cilien als homogene Fäden von schwacher Lichtbrechung. Zweifelsohne gibt es wohl auch Cilien mit komplizierter sichtbarer Struktur. ÜLEHLA (1911, S. 677) beobachtete in der bandförmigen Geißel von *Peranema trichophorum* im Dunkelfeld eine komplizierte Struktur. Derselbe Forscher fand, daß die schwach bandförmigen *Gonium*-Geißeln aus einer ruhenden Mantelschicht beständen, in der sich zwei oder vielleicht viele Schraubenlinien ununterbrochen zu verschieben schienen (Fig. 163). Ähnliche Strukturen beobachtete KÜNSTLER (1882) an fixiertem Material. Andere Beobachtungen dieses Forschers über feinere Struktur scheinen nicht zuverlässig zu sein (s. FISCHER 1894, S. 201, PLENGE 1899, S. 228, PÜTTER 1903, S. 15). — Inwieweit man dem von A. FISCHER (1894) an verschiedenen Flagellaten nach Beizung laut LÖFFLERS Methode beobachteten komplizierten Bau und Struktur der Geißeln unbedingt Zutrauen schenken kann, lasse ich dahingestellt sein.

FISCHER unterschied „Flimmergeißeln“ und „Peitschengeißeln“. Erstere, die sich z. B. bei *Euglena viridis* und *Monas Guttula* finden, bestehen aus einem homogenen Faden, der mit einer oder mehreren Reihen kurzer dünner zugespitzter Härchen besetzt ist. PLENGE (1899, S. 248) erklärt das Flimmer für ein bei der Präparation entstandenes Artefakt. Die Peitschengeißel besteht aus einem dicken, bisher für die ganze Geißel gehaltenen und im ungefärbten Zustand allein sichtbaren homogenen Stiel und einer von dessen Spitze entspringenden, 2—3 mal so langen, sehr zarten Schnur, die wie die Schnur einer Wagenpeitsche durch, die Schläge des Stiels hin- und hergeschwungen wird. ÜLEHLA (1911, S. 661) sah solche Peitschengeißel im Dunkelfeld auch an lebenden *Bodo*-Arten, ihre Existenz scheint hiermit erwiesen zu sein (siehe Fig. 164).

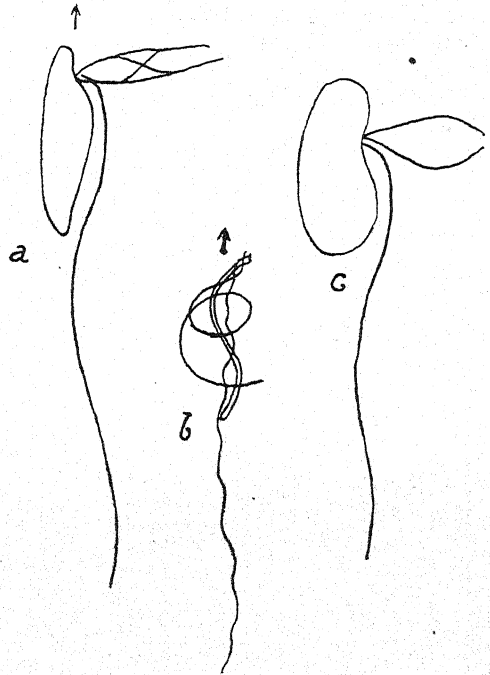


Fig. 160. a *Bodo saltans*, b *Marchantia*-Spermatozoid, c *Bodo globosus*. Nach ÜLEHLA 1911.

2. Entstehung der Geißeln und ihre morphologischen Beziehungen zum Cytoplasma und zum Kern

Die Cilien sind als Vorsprünge des Cytoplasmas zu betrachten, die eine eigene Form, Struktur und Funktion bekommen haben und als

Organellen aufzufassen sind. Die häufig in das Cytoplasma versenkte Cilienwurzel zeigt manchmal Beziehungen zum Kern oder zu einem besonders differenzierten Teil des Cytoplasmas, der auch bei dem Entstehen der Geißel eine Rolle spielt.

1. Phylogenetisch mag sich wohl die Geißel aus einem einfachen Pseudopodium entwickelt haben (vgl. O. HERTWIG 1909, S. 133). Hierfür spricht die Ähnlichkeit der Geißel von *Myxamoeba* mit einem feinen Pseudopodium, indem sie direkt aus dem Cytoplasma ohne jede Wurzel entspringt (KLEBS 1893, S. 297). Auch das Verhalten gewisser echter Pseudopodien erinnert sehr an die Cilienbewegung. So fand BÜTSCHLI (1880—1888, S. 856), daß die typischen Pseudopodien von *Amoeba radiosa*

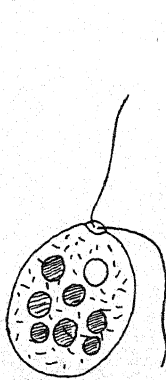


Fig. 161. *Bodo globosus*, Cilienansatz zeigend. Nach KLEBS 1893.

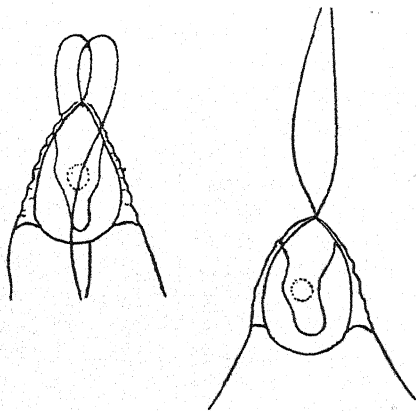


Fig. 162. Schwimmgeißeln und undulierende „Saumgeißeln“ von *Ulochloris*. Nach PASCHER 1917.

wie Cilien schwingen (s. a. HEIDENHAIN 1907, S. 294). PROWAZEK (1900) beobachtete ähnliche Bewegungen an feinen Cytoplasmafäden, die den Wundstellen von *Bryopsis* entspringen. Neuerdings hat PASCHER bei Protisten eigentümliche Bewegungen der Pseudopodien beschrieben (siehe unten Kap. X). Die Grenze zwischen einfachen Cilien und Pseudopodien ist also schwankend. Hiermit ist natürlich nichts gesagt über den Anteil, welchen die Hautschicht bzw. das Binnencytoplasma an dem Aufbau der Cilien nimmt. Auch braucht ja ein bloßes Hin- und Herschwingen von Pseudopodien nicht als Andeutung einer Cilienbewegung gedeutet werden. Solche Bewegungen machen z. B. Pseudopodien im Kontakt mit Nahrungskörpern (PLENGE 1899, S. 222).

2. Als nächster Typus mögen die Fälle angesehen werden, wo den Cilien besondere Höcker an der Plasmaoberfläche entsprechen, wovon schon S. 335 die Rede war. Solche Cilien sind also auch morphologisch individualisiert.

3. Bei mehreren Flagellaten (*Mastigamoeba*, *Cercomonas longicauda* u. a.; vgl. PLENGE 1899; PROWAZEK 1903, S. 196; MAIER 1903, S. 145; hier weitere Literatur) und bei den Schwärmern der Myxomyceten (PLENGE 1899) setzt sich die in das Cytoplasma eingesenkte Cilienwurzel bis an den Kern fort (über Bakterien s. BÜTSCHLI 1896). Die

Geißel ist also hier gleichsam an den Kern verankert, jedoch nicht unmittelbar, sondern vermittelt eines konischen Verbindungsstückes, das nach JAHN (1904) der Rest der Kernspindel sein soll (Fig. 165).

Der Kern ist flaschenförmig oder ovoid, berührt mit seiner Spitze meist die Oberfläche der Zelle und läuft hier gleichsam direkt in die Geißel oder die Geißeln aus. An der Ansatzstelle ist manchmal eine knöpfchenartige Anschwellung („Basalkörperchen“) zu sehen. Gelegentlich kommt es vor, daß der Kern eine weniger periphere Lage hat und nunmehr mittels eines Verbindungsstückes mit der Geißel verbunden ist.

Die Entstehung der Geißel geht in dem geschilderten Falle direkt vom Kern aus, nachdem sich dieser geteilt hat. Vor der Teilung wird die alte Geißel in den Kern eingezogen (PROWAZEK 1903, S. 196). Bei den Myxomycetenschwärmern nimmt nach PLENKE (1899) der säckchenförmige Kern sogar an den Schwingungen der Geißel teil und krümmt sich hin und her. Hier ist auch der untere Teil der Geißel von einer Cytoplasmaschicht überzogen. Auch bei *Mastigamoeba* wird der Kern während der amöboiden Bewegung des Zelleibs häufig gebogen und „zerdehnt“ (PROWAZEK 1903). Fig. 166.

Auch bei *Vaucheria* geht die Bildung der Cilien nach STRASBURGER (1900, S. 188) unmittelbar von dem Kern aus. Die zahlreichen Kerne der reifenden Zoospore wandern, die Chloroplasten verdrängend, an die Peripherie. An der Berührungsstelle der flaschenförmigen Kerne mit der Hautschicht schwillt diese linsenförmig an und vom Rand der Verdickung entspringen an zwei gegenüberliegenden Stellen die Cilien.

Nach STRASBURGER soll der „Keimfleck“ der *Oedogonium*-Schwärmer der Hautschichtanschwellung von *Vaucheria* entsprechen. Auch bei *Oedogonium* soll der Kern an dem Vorgang teilnehmen, obwohl die Zahl der Cilien viel größer ist (100 bis 120; STRASBURGER 1900, S. 190); ferner wies STRASBURGER bei *Cladophora* ein ähnliches Verhalten des Kerns bei der Cilienanlage nach. Später sind jedoch keine Beziehungen zwischen Cilien und Kern hier zu entdecken (vgl. oben S. 335). Bei den *Cladophora*-Schwärmern hat STRASBURGER (1880, S. 73) auch das pseudopodienartige Hervorwachsen der vier Cilien aus der Kontaktstelle zwischen Kern und Hautschicht direkt beobachtet.

4. Bei *Monas guttula*, *M. vivipara* u. a. hängt nach PROWAZEK die Geißel nicht direkt, sondern vermittelt eines Zwischengliedes (Zygoplast) mit dem Kern zusammen (Fig. 167b). Hierher gehören wohl auch andere Fälle, in denen von der angeschwollenen Cilienbasis fädige Differenzierungen an die Umgebung des Kerns laufen („Rhizoplast“); bei *Polytomella* (DOFLEIN 1919) laufen fädige Züge im Cytoplasma von der Cilienbasis zu einer dreieckigen Cytoplasmaverdichtung, in deren Mitte der Kern liegt.

5. Diese Fälle scheinen einen Übergang zu bilden zu denjenigen, wo die Cilienbildung mehr oder weniger unabhängig vom Kern erfolgt, sich aber abhängig von andern geformten Bildungen in der Zelle erweist. Hierher gehören die unter sich recht bunten Erscheinungen, wo man von einem besonders differenzierten Basalkörper oder von einem

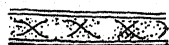


Fig. 163.
Gonium pectorale.
Ein Stück einer
momentan ruhenden
Geißel, die
Struktur der
Geißel zeigend.
Nach ULEHLA
1911.

„Blepharoblasten“ spricht. Ausnahmsweise steht die Geißel mit dem Augenfleck in Verbindung, so bei *Euglena*, wo nach WAGER (1900) die Geißelwurzel gegabelt ist und einen Ast nach dem Augenfleck entsendet. In andern Fällen läuft die Cilienwurzel nach bestimmten Stellen der Periplasten, z. B. bei *Chilomonas paramaecium*, wo sie nach PROWAZEK (1903, S. 200) den ganzen Körper durchzieht, um auf der Innenseite der Haut in einem Körnchen zu enden (Fig. 167 c).

Bei *Bodo* ist das Basalende der Geißeln an einem flaschenförmigen Körper befestigt, der sich selbständig teilt (PROWAZEK 1903, HARTMANN



Fig. 164. a *Euglena*-Cilie nach LÖFFLERS Methode fixiert. b *Polythoma uvella* mit Peitschengeißeln. Nach A. FISCHER 1894.

1910, KÜHN 1915 u. a.; Fig. 167 a). In der Spermatogenese von Characeen, Pteridophyten und Ginkgoaceen sind eigentümliche Körper im Cytoplasma beobachtet, die als Geißelbildner gedeutet werden und in einigen Fällen aus einem Centrosom hervorzugehen scheinen. WEBBER (1897) schlug für dieselben den Namen Blepharoplast vor und meinte in ihnen besondere Organe zu sehen, die nichts mit den Centrosomen zu tun hätten. Seine Beobachtungen bezogen sich auf *Zamia* und *Ginkgo*. Bei dem letzteren verteidigt aber HIRASÉ (1894, S. 359, 1895, S. 12) die Centrosomennatur der Cilienbildner, desgleichen IKENO (1898) betreffs *Cycas*. Auch BELAJEFF (1892, 1894, 1897, 1898, 1899) beobachtete bei der Spermatozoidbildung von Characeen, Filicinae und Equisetaceen kleine Körperchen, aus denen die Cilienbildner entwickelt werden. Namentlich bei *Marsilia* sollen die Blepharoplasten in frühem Stadium die Pole der Spindel einnehmen (vgl. auch SHAW 1898). In den Myxamöben sah JAHN die Cilie aus dem polständigen „Centrosom“ auswachsen (1904, S. 88). Bemerkenswert

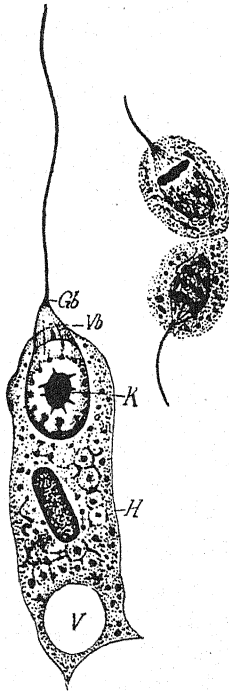


Fig. 165. Myxomycetenschwärmer nach JAHN 1904. V = kontraktile Vakuole, K = Kern, Vb = Ansatzstück, Gb = Befestigungspunkt der Geißel. Rechts: Entstehung der Geißel aus den Centrosomen.

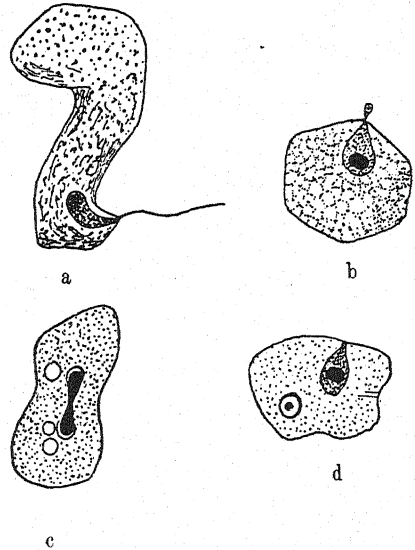


Fig. 166. *Mastigamoeba*. a in Bewegung, b Einziehen der Geißel vor der Teilung, c Teilungsstadium. d Verankerung der Geißel an den Kern. Nach PROWAZEK 1903.

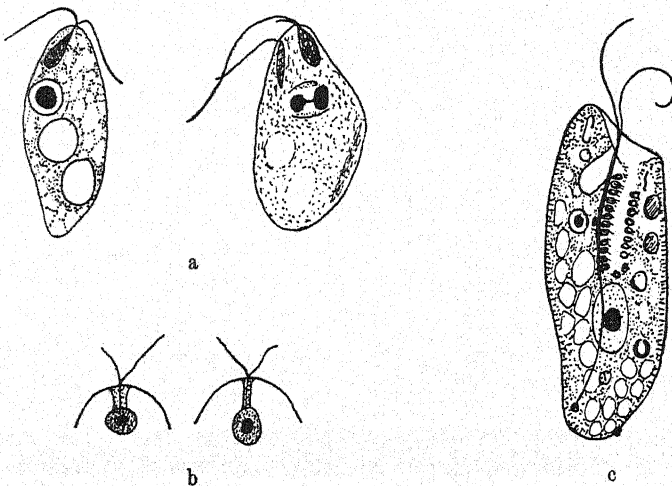


Fig. 167. a *Bodo*, rechts Teilungsstadium. Verankerung der Cilien an den Blepharoplast. b *Monas guttula*: Kern, Zytoplast und Geißeln. c *Chilomonas paramaecium*: Geißelbefestigung zeigend. Nach PROWAZEK.

ist hierbei allerdings, daß, wie STRASBURGER (1900, S. 185) hervorhebt, die Blepharoplasten der spermatogenen Zellen sich nicht an nachweisbare Centrosomen in sonstigen Geweben derselben Pflanzen anknüpfen lassen.

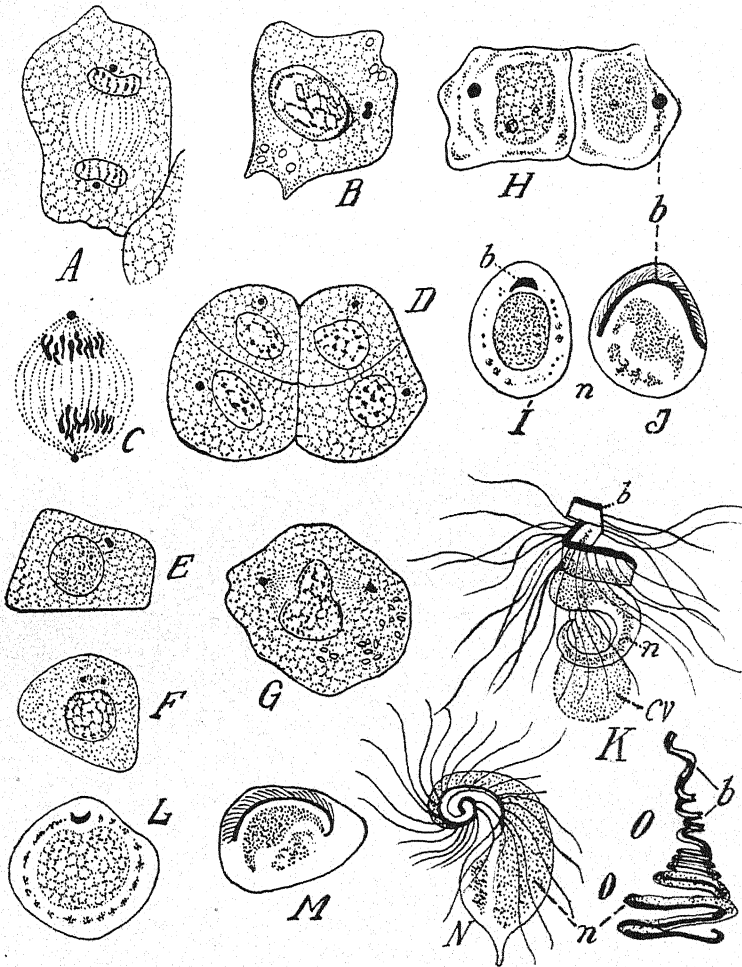


Fig. 168. Spermatozoidbildung bei den Gefäßkryptogamen. A Zelle aus dem Archespor von *Marsilia* mit Centrosomen. B Primäre Spermatozoidmutterzelle mit Blepharoplastenanlagen. C Erste Reifungsteilung. D Spermatozoidmutterzellen. E—G Prophase der zweiten Reifungsteilung. H Zwei Spermatiden von *Gymnogranne* mit Blepharoplasten. I und J Ausbildung des cilientragenden Bandes aus dem Blepharoplast (b). K Fast reifes Spermatozoid: b Blepharoplast, n Kern, Cv Cytoplasmabläschen. L und M Spermatiden von *Equisetum*. N Spermatozoid von *Equisetum*. O Spermatozoid von *Marsilia* mit sehr langem Blepharoplast. Nach BELAJEFF und SHAW aus WILSON 1900.

Bei *Marsilia* und *Onoclea* treten die Körperchen erst in der vorletzten oder drittletzten Zellgeneration, von der Spermatozoidmutterzelle gezählt, auf (SHAW 1898). Weitere Angaben über die Herkunft der Blepharoplasten bei IKENO (1903) *Marchantia*, MIYAKE (1905) Lebermoose, LEWIS (1906), HUMPHREY (1906) *Fossombronia*, DANGEARD (1901)

Algen, TIMBERLAKE (1902) Algen u. a. Übrigens sei hier daran erinnert, daß die Pole vielfach Körper verschiedenster Art anziehen (vgl. S. 284). Die Polstellung beweist also an sich nichts über die Centrosomennatur, insofern man unter Centrosomen aktive karyokinetische Centren versteht. Nach YAMANOUCI (1908, S. 153) liegen die jungen Blepharoplasten bisweilen an den Polen, nicht in der Regel, und scheinen dorthin mehr durch Zufall gekommen zu sein.

Auch strahlerregende Wirkung der Cilienbildner, die bei *Oycas*, *Dioon* u. a. beobachtet wird, darf nicht, wie IKENO (1898) meinte, als

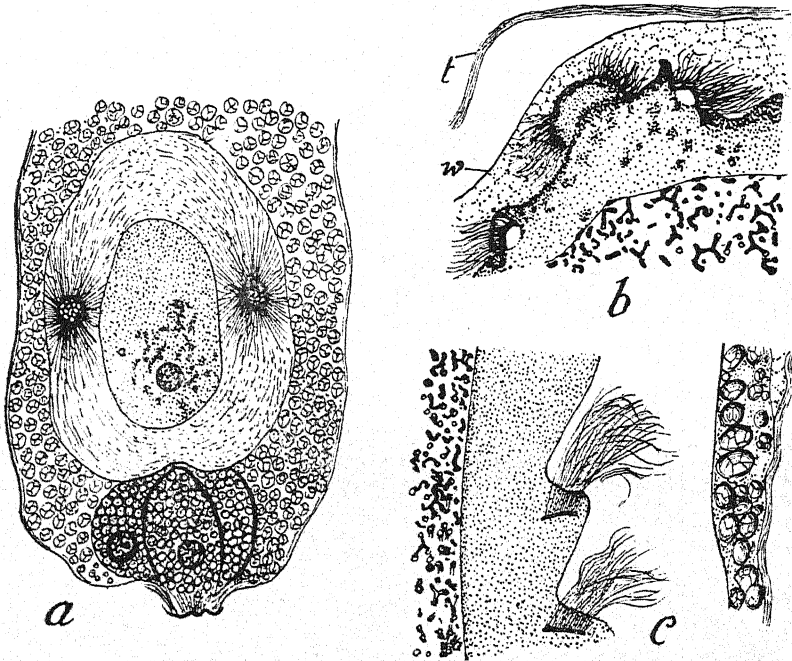


Fig. 169. *Dioon edule*, Spermatozoidbildung. a Pollenschlauchstrukturen nach Querstellung der Blepharoplasten. b Scheitel des Spermatozoiden in der Mutterzelle (w). c Querschnitt durch den schraubenförmigen Blepharoplasten. Nach CHAMBERLAIN 1909.

Beweis für die Centrosomennatur genommen werden, da Strahlen, wie S. 282 geschildert, eine recht generelle Erscheinung sind. Ehe man noch überhaupt sicher weiß, was ein Centrosom ist, erscheint es verfrüht, die etwaige Identität mit Blepharoplasten zu diskutieren. In neuerer Zeit will CHAMBERLAIN (1909) in *Dioon edule* einen nucleären Ursprung der Cilienbildner annehmen, ohne jedoch bindende Beweise beibringen zu können¹⁾. Gleiches nimmt IKENO (1903) für *Marchantia* an; vgl. ferner TIMBERLAKE (1902) und DANGEARD (1901).

¹⁾ Die neuerdings von MEVES (1918) versuchte Deutung der Blepharoplasten von *Fucus* und *Chara* als „Centriolen“ hilft auch nicht viel weiter. — IKENO (1906) unterscheidet auf Grund der bekannten Fälle 1. Centrosomatische Blepharoplaste (bei Myxomyceten, Hepaticae, Farne, Gymnospermen), 2. Plasmodermale Centrosomen (bei *Chara*, Chlorophyceen), 3. Karyo-Blepharoplaste (bei einigen Flagellaten).

Sehen wir von den seltenen oder zweifelhaften Beziehungen des Blepharoplasten zum Kern ab, so gestaltet sich der Entwicklungsgang vielfach in folgender Weise (Fig. 168). Der Blepharoplast wird in der Spermatozoiden-

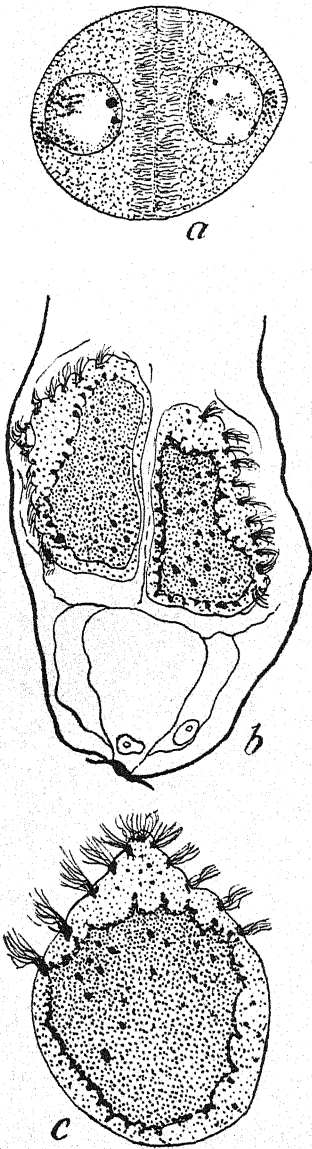


Fig. 170. *Ceratozamia*. a Zwei junge Spermamutterzellen mit Blepharoplasten am Beginn des Bandstadiums. b Ausschlüpfungsreife Spermatozoiden. c Reifes Spermatozoid. Nach CHAMBERLAIN 1912.

mutterzelle als Körnchen oder Stäbchen sichtbar, das häufig in der Nähe des Kerns liegt. Er schwillt an, wird bandförmig und schmiegt sich der häufig spiraligen Form der Spermatozoidenkörper an, nimmt eine oberflächliche Lage an und läßt aus sich an der Außenseite die Cilien hervorstrecken. — In den Einzelheiten kann der Vorgang sehr wechseln, namentlich das Endstadium ist natürlich für jede Art besonders beschaffen. Ferner kann das Auswachsen der Cilien auf einem früheren oder späteren Stadium einsetzen; bei *Chara* scheint z. B. die Cilienbildung schon auf dem Körnchenstadium zu geschehen (BELAJEFF 1894, MEVES 1918; Fig. 173). Nach MOTTIER (1904) ist der Blepharoplast hier plasmodermalen Ursprungs.

Bei *Zamia*, *Ginkgo*, *Cycas* und *Dioon* ist der junge Blepharoplast von deutlichen Strahlungen im Cytoplasma umgeben (WEBBER 1897, IKENO 1897, 1898, CHAMBERLAIN 1909; Fig. 169, 171)¹⁾. In *Dioon* nehmen die Strahlungen später eine gekörnelte Struktur an und verbinden sich mit gewissen Inhaltskörpern des Cytoplasmas („gray bodies“) zu auffallenden, spindelförmigen Strahlen (CHAMBERLAIN 1909, S. 223f.). Der Blepharoplast schwillt mächtig an, wird vakuolisiert und zerfällt in einen Haufen von Körnchen, während die Strahlen rückgebildet werden.

Ähnlich verhält sich der Blepharoplast von *Stangeria paradoxa* (CHAMBERLAIN 1916; Fig. 171) und *Ceratozamia* (CHAMBERLAIN 1912; Fig. 170). Bei der letzteren Pflanze wird er sehr groß und erreicht vor dem körnigen Zerfall einen Durchmesser von 20–27 μ , d. h. erheblich mehr als ein *Allium*-Zellkern (CHAMBERLAIN 1912, S. 12). Nach dem körnigen Zerfall ordnen sich die häufig etwas gestreckten Körner in einer einfachen Reihe an, von dessen einen Seite die borstenähnlichen Cilien auswachsen, also noch

¹⁾ Über die Natur der Strahlungen siehe S. 287.

wenn der Blepharoplast vom Cytoplasma umschlossen ist. Nachdem der Blepharoplast sich der Oberfläche genähert hat, durchbohren die Cilien die Hautschicht und wachsen zu langen, schlanken Fäden aus (CHAMBERLAIN 1916, S. 361). Das Cilienband hat gemäß der gewundenen Form des Spermatozoiden 5—10 Windungen.

Bei *Nephrodium* (Fig. 172) lagern sich die vor der letzten Teilung der Sporenmutterzellen als Körnchen auftretenden Blepharoplasten dicht

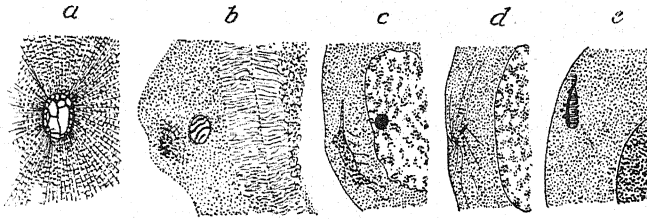


Fig. 171. *Stangeria paradoxa*. Stadien der Blepharoplastenentwicklung. a Blepharoplast vakuolisiert, b in eine Unzahl Körnchen zerfallen, c Körnchen vergrößert und geordnet in einem Band, d Querschnitt durch das Band, e Cilienbildung.

Nach CHAMBERLAIN 1916.

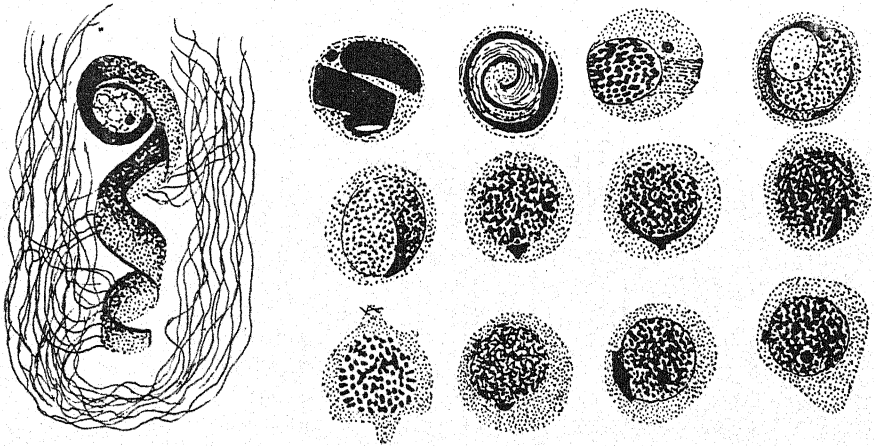


Fig. 172. Entwicklung des Blepharoplasten und Spermatozoidbildung bei *Nephrodium molle*. Nach YAMANOUCI 1908.

an den Kern und wachsen hier zu einem zuerst rhomboidähnlichen, später halbkreisförmigen Körper aus, dessen eines Ende sich darauf vom Kern löst und zu dem spiralgerollten Cilienträger auswächst (YAMANOUCI 1908).

Das Stadium des körnigen Zerfalls ist durchaus charakteristisch für die Gymnospermblepharoplasten¹⁾. Bei den Filicineen²⁾, *Equisetum* und

¹⁾ Nach CHAMBERLAIN (1910, S. 597) gibt es neben dem männlichen Kern der Araucariaceen und Abietaceen, die keine Spermatozoiden bilden, Strukturen, die als Reste von Blepharoplasten gedeutet werden können.

²⁾ Vgl. außer den S. 340 zitierten Arbeiten CAMPBELL (1911, 1914) über Marattiaceen, YAMANOUCI (1908) über *Nephrodium*.

Chara gibt es kein solches Stadium; der Blepharoplast verlängert sich einfach fadenförmig. Bei *Fucus* bleibt der Faden sehr kurz (MEVES 1918). Die Zahl der Cilien ist auch nur zwei. Auf niedrigerer Organisationsstufe treffen wir auf die vorher geschilderten Verhältnisse bei den Algen-Schwärmsporen und den Flagellaten und die Frage erhebt sich, ob der Verankerungspunkt der Cilien mit dem Blepharoplasten homologisiert

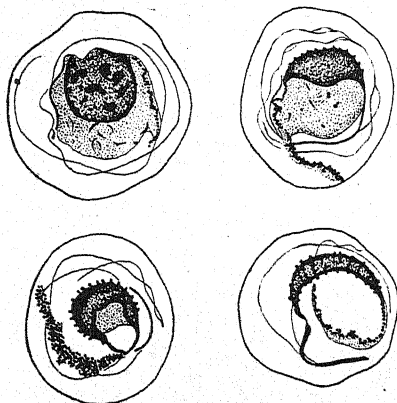


Fig. 173. Einige Entwicklungsstadien der *Chara*-Spermatozoiden.
Nach MEVES 1918.

werden kann. Diesen Standpunkt hat z. B. STRASBURGER (1900) vertreten, indem er auch auf die Analogie mit dem Basalkörperchen der tierischen Cilien hinwies. Gegen diese Auffassung wurden Einwände erhoben (MAIER 1903), die jedoch nicht sehr stark begründet sind. Man kann nicht umhin, die Hautschichtverdickungen als Cilienbildner zu betrachten, obwohl sie anscheinend weit weniger scharf individualisiert sind als bei den Pteridophyten. Übrigens lehren die vorher geschilderten Typen, daß die Geißelbildung bei den Flagellaten sehr mannigfaltig ist. Namentlich kommt hier in großem Ausmaße ein direkter Einfluß des Kerns vor, den wir bei den Pteridophyten (und Samenfäden der Metazoen) gänzlich vermissen. Ob man

die Sache so auslegen soll, daß die Funktion des Kernes als Cilienbildner auf einen individualisierten Blepharoplasten übertragen wurde und daß die Typen mit Zygoplast, Rhizoplast und Hautschichtverdickung als phylogenetische Zwischenstadien zu betrachten sind, entzieht sich vorläufig einer sicheren Entscheidung. Man hat auch zu bedenken, daß es Cilien sehr verschiedener Qualität gibt und daß die verschiedenartige Genese und Verankerung derselben physiologisch verschiedene Typen bedeutet. Vgl. den nachfolgenden Paragraphen.

3. Rückbildung und Degeneration der Cilien

a) Einziehen der Cilien ist beobachtet bei Schwärmsporen der Algen und Schleimpilzen, nachdem diese zur Ruhe gekommen sind. Angaben liegen vor betreffs *Vaucheria*, *Oedogonium* und *Cladophora* (STRASBURGER 1876, S. 9, 1892, S. 69, 77, 91), *Botrydium* (BERTHOLD 1886, S. 94). Das Einziehen scheint hier etwa wie die Einziehung der Pseudopodien von Plasmodien und Rhizopoden zu geschehen. Bei den schwärmenden Eiern der Phaeosporeen verschmelzen die beiden Cilien mit dem Cytoplasma (BERTHOLD 1881, S. 401). Auch bei der Cystenbildung vieler Flagellaten scheinen die Cilien in den Körper eingezogen zu werden (siehe FISCHER 1894, S. 205; hier Literatur). Dies geschieht zuweilen auch bei der Teilung (PROWAZEK 1903).

b) Abwerfen der Cilien scheint abwechselnd mit Einziehen beim Übertreten in den Ruhezustand vorzukommen (FISCHER 1894). Namentlich behäutete Zellen werfen ihre Geißeln ab. Außerdem werden bei den Flagellaten die Cilien häufig beim Wechsel der Bedingungen

abgeworfen. Bei Plasmolyse werden die Cilien nach A. FISCHER (1894, S. 222) weder abgeworfen noch eingezogen¹⁾. — Auch bei den Myxamöben scheint die Geißel abgeworfen zu werden (PLENKE 1899). — FISCHER hat bei *Polytoma uvella*, *Euglena*, *Monas* ein Einrollen der absterbenden Geißel gesehen.

c) Degeneration der Cilien. Nach dem Absterben wird die Substanz der Geißel, wie jede andere plasmatische Bildung, desorganisiert und vakuolig aufgelöst (KLEBS 1883, FISCHER 1894).

4. Die Funktion der Cilien

Die Cilien sind Bewegungsorgane und zwar bei pflanzlichen Organismen Organe für lokomotorische Bewegung²⁾. In diesem Paragraphen wird nunmehr ihre Funktion geschildert, besonders mit Rücksicht auf die histologischen Befunde.

a) Bewegungstypen. Die Bewegungsart der Cilien ist sehr mannigfaltig und läßt sich gewiß nicht auf die „vier Formen“ VALENTIN'S (1842) zurückführen. Wir können natürlich hier keine Aufzählung aller Beobachtungen über Geißel- und Flimmerbewegung geben; viele Beobachtungen haben auch einen geringeren Wert, weil sie an absterbenden Objekten gemacht sind.

Die einfache Flimmerbewegung (motus uncinatus nach VALENTIN), der man beim Flimmerepithel, Infusorien, vielleicht auch bei den *Vaucheria*-Sporen begegnet, wird mit der Wellenbewegung eines vom Wind bewegten Getreidefeldes verglichen. Jede Cilie schwankt hin und zurück (vielleicht durch abwechselnde Kontraktion der beiden Seiten) und wirkt rhythmisch mit den andern Cilien zusammen, so daß eine Wellenbewegung entsteht (PÜTTER 1903, VERWORN 1915). — Bei *Volvox*, *Gonium* u. a. Volvocaceen scheinen sich die Cilien mehr isochron zu bewegen, etwa wie die Ruder eines Kahn's (KLEIN 1889, S. 162, MÜLLER 1890, S. 104, ÜLEHLA 1911, S. 102). Die einzelnen Cilien bewegen sich auch wie Ruder, also langsam vorwärts und darauf schnell zurück.

Im allgemeinen bewegen sich die Cilien so schnell, daß man der Bewegung kaum mit dem Auge folgen kann³⁾. Wenn man die Bewegung

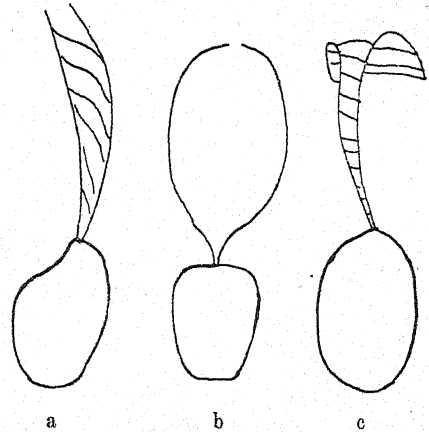


Fig. 174. Der unter dem Ultramikroskop erzeugte „Lichtraum“ der Geißel von *Monas vivipara* (a, c) und *M. marina* (b). a in Profil, b von der Fläche, c plötzliche Krümmung des Lichtraumes.

Nach ÜLEHLA 1911.

¹⁾ Über das Verhalten der Plasmodesmen bei Plasmolyse siehe S. 132.

²⁾ Betreffs Flimmerzellen im Tierreich siehe PÜTTER, 1903, HEIDENHAIN, 1907, u. a. Aus „Blepharoplasten“ sollen nach H. KRÄNZLIN, 1907, die Elateren der Myxomycetensporangien entstehen. Vgl. HARPER und DODGE, 1914 und S. 322. Man muß sehr vorsichtig mit dergleichen Homologisierungen umgehen.

³⁾ Nach PROWAZEK, 1900, macht die Geißel von *Euglena* 67,2, diejenige einer *Monas* 78 Schläge in der Minute. Diese Zahlen sind wohl viel zu niedrig (vgl. z. B. BUDER, 1915, S. 553).

im Ultramikroskop verfolgt, so fließen die succesiven Lagen der Cilien zu einem leuchtenden Raum zusammen und die Form dieses Lichtraums kann interessante Aufschlüsse über den Bewegungstypus geben (REICHERT 1909, ÜLEHLA 1911). Nach ÜLEHLA ist der Lichtraum in der Regel kein Rotationskörper, sondern hat eine mehr oder weniger abgeplattete Gestalt.

Bei den Monadaceen beschreibt die Schwimmgeißel eine flache, konkav gekrümmte Fläche (Fig. 174). Von vorn gesehen ist der Lichtraum oval, von der Seite betrachtet zeichnet er sich wie eine leuchtende gekrümmte Linie. Die Form des Lichtraumes ist übrigens nicht konstant sondern wechselt mit den Bedingungen; er erweitert sich z. B. bei intensiver und anhaltender Belichtung, ferner kann er nach der Seite gebogen werden, wodurch sich die Zelle schnell umwendet oder (wie bei *Monas vivipara*) schnell um den hinteren Teil kreist. Endlich kann der Lichtraum, von der Seite gesehen, mehr oder weniger stark gekrümmt werden und jedem Stadium entspricht sodann eine bestimmte Geschwindigkeit. — Bei allen Untersuchungen im Ultramikroskop bleibt zu bedenken, daß wegen des sehr intensiven Lichtes die Bedingungen nicht völlig normal sind.

Wie bewegt sich nun die Geißel im Lichtraum? Für gewöhnlich schwingt sie nicht nur hin und zurück, sondern beschreibt zugleich äußerst schnelle Schlangenbewegungen. Diese treten besonders deutlich an ermüdeten (beschädigten) Exemplaren hervor. Bei frischen Exemplaren peitscht die Geißel so schnell, daß die Windungen zu einem Lichtraum zusammenfließen, in dem man nur hellere und dunklere, schnell wechselnde Partien erblickt. Die Cilie ist offenbar in abwechselnd helle und dunklere Zonen aufgeteilt und die Windungen entstehen wohl durch einseitige abwechselnde Kontraktion und Dilatation der Ciliensubstanz, so daß das Ganze wie ein komplizierter Rudermechanismus arbeitet. Nach PLENGE (1899, S. 226) treten bei der Krümmung der Geißel jedesmal an der konkaven Seite dunkle Pünktchen in regelmäßigen Abständen auf, die wohl Substanzverdichtung andeuten. Im Ultramikroskop leuchtet eine Substanz nach SIEDENTOPF proportionell der sechsten Potenz ihrer Dichte.

Im einfachsten Fall bewegt sich die Cilie in einer Ebene, in der Regel beschreibt sie aber Raumwellen, bisweilen völlig spiralige solche und der Lichtraum bekommt sodann eine deutliche Erstreckung nach den drei Dimensionen. Der Lichtraum kann auch tordiert sein, wie bei *Monas amoebina*. In einigen Fällen bilden sich keine „Wellen“, sondern die Cilie schlägt wie ein geschmeidiger Rüssel. So bei *Pandorina* (vgl. oben). Bei einigen Bakterien aus der Gattung *Spirillum* rotiert die Geißel (die hier aus mehreren verflochtenen Cilien besteht) ohne Windungen (REICHERT 1909, FUHRMANN 1909, ÜLEHLA 1911); man wird hierbei an eine Bewegung nach Art einer Schiffsschraube erinnert, doch bleibt zu bedenken, daß die *Spirillum*-Cilie nicht in einem Lager rotiert, sondern unter stetiger Formänderung schwingt, wie eine Peitsche, deren Schaft man in der Hand hält (näheres bei BÜTSCHLI 1889, S. 857, REICHERT 1909, S. 46, BUDER 1915, S. 549; Fig. 175).

Die Raumschwingungen hat man sich so vorzustellen, daß die Kontraktionslinie sich kontinuierlich um die Geißel herum verschiebt. Die komplizierten Spiralschwingungen setzen eine schraubige Kontraktionslinie voraus, die sich um die Cilie verschiebt. Dieses äußerst zarte

Organ muß folglich eine komplizierte Struktur besitzen. — Die zwecks mechanischer Erklärung der Cilienbewegung aufgestellten Theorien über kontraktile Fibrillen (BÜTSCHLI), „Inotagmen“ (ENGELMANN) usw. im Cilienkörper übergehen wir hier (s. PÜTTER 1903). — Analogien mit Pseudopodienbewegung, Bewegung von Myelinbildungen (KÖLSCH 1902), fließenden Kristallen (vgl. S. 193) usw. erklären wenig. Denn charakteristisch für die Cilienbewegung ist ein bestimmter Schlagtypus und eine Regulierbarkeit (vgl. S. 338).

b) Die Funktion der Basalkörper und Cilienwurzeln. Obwohl die Cilie als ein Organ zu betrachten ist, leuchtet jedoch ohne weiteres ein, daß dieses erst in Zusammenarbeit mit der Zelle seine Tätigkeit voll entwickeln kann. Man hat vielfach den im vorigen Paragraphen beschriebenen Verbindungen der Cilie mit besonders differenzierten Plasmabildungen eine entscheidende Bedeutung für die Funktion der ersten beigelegt.

Nach VAN LENHOSSÉK (1898) u. a. sollen die Anschwellungen an der Cilienbasis (die „Basalkörperchen“) eine kinetische Funktion haben und eine ähnliche Ansicht, obwohl in etwas weniger distinkter Fassung, kommt in STRASBURGERS Annahme (1900) zum Ausdruck, daß diese Basalteile nebst angrenzenden besonders differenzierten Plasmapartien aus „Kinetoplasma“ beständen. Experimentelle Belege von hinreichender Beweiskraft¹⁾ für diese Hypothese gibt es noch nicht. Ich verweise betreffs dieser Frage auf Arbeiten von MAIER (1903), PÜTTER (1903), GURWITSCH (1904), HEIDENHAIN (1907) u. a., wo die Literatur ausführlich behandelt wird. Die Meinungen gehen auch auseinander über das, was man als „Basalkörperchen“ ansehen soll (z. B. MAIER 1903). Überhaupt ist schon die morphologische Analyse dieser Sache nicht beendet.

Nach einer zweiten Hypothese soll der Basalkörper nur die Rolle eines Gelenkes oder eines Befestigungsapparates spielen (vgl. MAIER 1903) und „es ist nur eine Entwicklung des nämlichen Gedankenganges, wenn man die Anknüpfung der Cilienwurzeln an den Kern oder Blepharoplasten usw. als eine Verankerungseinrichtung der schlagenden Cilie

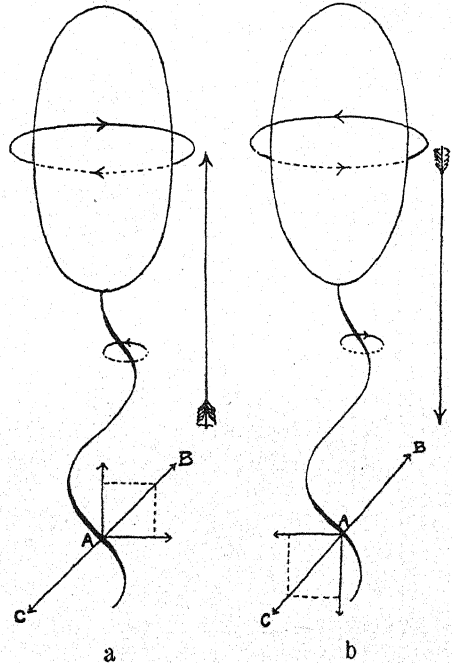


Fig. 175. Schematische Darstellung der Bewegungsmechanik von *Chromatium* im Anschluß an BÜTSCHLIS Hypothese. Nach BUDER 1915.

¹⁾ Hierher gehören die Fälle von Beweglichkeit isolierter Geißeln (s. PÜTTER, 1903, PFEFFER, 1904 u. a.).

ansieht. Diese Hypothese experimentell zu stützen ist natürlich schwierig. Es mag jedoch daran erinnert werden, daß z. B., wenn die Cilie an dem Kern befestigt ist, dieser äußerst beweglich und dehnbar zu sein pflegt (PROWAZEK 1900, S. 196) und auch an den Bewegungen der Geißel teilnimmt (PLENGE 1899). Es scheint, als ob die „Verankerung“ unter solchen Umständen nicht sehr zuverlässig wäre. Bei den Myxamöben scheint auch der Befestigungspunkt der Geißel an der Oberfläche entlang zu wandern (PLENGE 1899). Der Augenschein spricht wohl auch dafür, daß eine derartige Verbindung der Cilienwurzel mit dem Kern, dem Blepharoplast, dem Augenfleck oder sonstigen Körpern in der Zelle mehr „physiologisch“ bedingt wäre, und man kommt hier zweifelsohne auf den Gedanken von Einrichtungen zwecks Erleichterung der Reizübermittlung

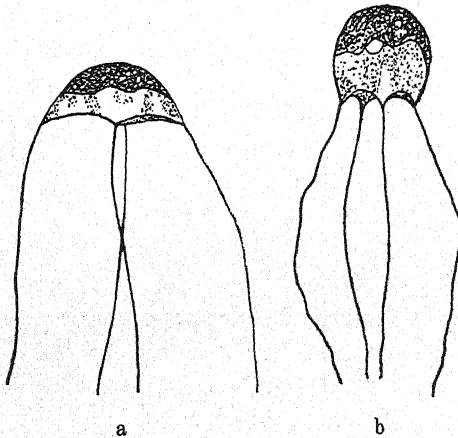


Fig. 176. *Medusochloris* a in aufgeklapptem, b in zusammengeklapptem Zustand. Nach PASCHER 1917.

vom Zelleninnern an die Geißel. Wie oben geschildert, wird ja der Cilienschlag auf Reize häufig in charakteristischer Weise geändert und da die Reizperzeption zumeist im Zellkörper stattfindet¹⁾, muß ja eine Reizleitung vor sich gehen; außerdem schwingt vorzugsweise oder in einigen Fällen (PLENGE 1899) ausschließlich der proximale Teil der Cilie, so daß wohl auch eine Leitung in der Ciliensubstanz stattfindet. Eine dritte Hypothese über die Rolle der Basalkörperchen bildet die Annahme, daß von ihnen die Regeneration abgeworfener Geißeln vor sich ginge (GURWITSCH 1904).

c) Die Nebencilien. Die lange, schleppende Cilie der Bodonaceen unterstützt wirksam die asymmetrisch gelagerte Schwimmcilie in ihrer Funktion, so daß der Körper sich in einer Spiralbahn bewegt. Die Schleppcilie macht langsamere, unregelmäßige Schlangenbewegungen (ÜLEHLA 1911, S. 662; über die Dinoflagellaten s. SCHÜTT 1895). Die Schleppcilie ist also eine Art Steuerruder. — Bei tierischen Protisten können die Nebencilien ganz ihre motorische Funktion verloren haben und Fühlhaare geworden sein.

d) Cilien mit abweichender Funktion. Bei *Paramaecium* werden die normalen Cilien auf Kontaktreiz starr (JENNINGS 1910, S. 89). *Gyromonas ambulans* (SELIGO und PÜTTER 1903, S. 19) benutzt die Cilien als Gehwerkzeuge, nur transitorisch bekommen sie ihre normale Funktion wieder. Funktionslos ist die Geißel einer eigentümlichen schalenförmigen Cystoflagellate, *Craspedotella*. Dieser Flagellat bewegt sich wie eine Schirmqualle durch rhythmische Kontraktion (HERTWIG 1877, DOPLEIN 1909). Derartige medusenähnliche Flagellaten wurden

¹⁾ Bei *Euglena* wird das Licht im Vorderteil perzipiert (ENGELMANN 1882; weitere Details bei JENNINGS 1910, BUDER 1917, S. 210). Bei *Chlamydomonas* perzipiert die Geißelspitze Kontaktreize (PFEFFER 1904, S. 762).

von KOFOID (1905) und PASCHER (1917) beobachtet. Die von PASCHER beschriebene Volvocale *Medusochloris* (Fig. 176) hat einen kalotten-ähnlichen, am Rand viereckigen Körper, von dessen vier Ecken je eine lange Geißel schlaff herabhängt. Die Geißeln sind funktionslos und die Bewegung beruht auf rhythmischer Kontraktion des Protoplasmaschirmes. Eine andere zu den Dinoflagellaten gehörende schirmähnliche Flagellate hatte eine schwingende, der Nebengeißel der übrigen Peridineen entsprechende Geißel; die Bewegung wird auch hier hauptsächlich durch Kontraktion des Körpers vermittelt. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei beiden Arten die Geißeln unter Umständen auch schlagen können, ohne jedoch die Funktionshöhe normaler Geißeln zu erreichen.

X. Die Bewegungen des Cytoplasmas

1. Amöboide Bewegungen (Pseudopodienbildung)

a) Verbreitung und allgemeine Charakteristik. Während bei den behüteten Zellen Bewegungen durch besondere Organe, wie die Cilien, oder durch Schleimausscheidung, wie bei den Oscillarien und Desmidiaceen, vermittelt wird, kann bei nackten Zellen die Beweglichkeit des Cytoplasmas direkt für Ortsveränderung ausgenützt werden, wenn es in direkten Kontakt mit einer festen Unterlage kommt. So bei Amöben und Plasmodien der Myxomyceten, auch in besonderen Zuständen von Flagellaten und Schwärmsporen. In eine besondere Gruppe gehören die Bacillariaceen, wo das Cytoplasma durch einen Spalt in der Schale austritt und direkt oder indirekt (vermittelt Schleims) seine Bewegung auf das Gehäuse überträgt (O. MÜLLER (1900) LAUTERBORN 1896; vgl. OLTMANNS 1905, S. 111).

Die amöboide Bewegung ist eine Form der Cytoplasmabewegung, die ja in fast jeder Pflanzenzelle vorkommt. Jedoch wäre es verfehlt zu glauben, daß jedes Cytoplasma, wenn es nackt auf eine Unterlage gelassen wird, auch wie eine Amöbe umherzukriechen vermag. Denn die Bewegungen einer Amöbe werden von Reizen in bestimmter Weise geleitet, was natürlich gewisse gesetzmäßige obwohl primitive Beziehungen zwischen Reizperzeption und motorischen Fähigkeiten oder wenigstens einen inneren Gegensatz von vorn und hinten voraussetzt. Die amöboiden Formveränderungen eines Cytoplasmaklumpens aus einer höheren Pflanzenzelle dürften ganz zielloos sein; diese Frage verdient übrigens genauere Untersuchung¹⁾.

Eine Amöbe ist ein Protoplasmaeklumpen mit Zellkern und kontraktile Vakuole, der auf dem Boden alter Gewässer unter faulenden Pflanzenresten lebt. Es gibt auch parasitische Amöben und Plasmodien (z. B. *Plasmodiophora*, vgl. S. 148); auch die Leukocyten sind ja Amöben. Das Plasmodium der Myxomyceten, das durch Verschmelzung der aus den Sporen nach einem kurzen Schwärmstadium hervorgehenden Myxamöben entsteht (DE BARY 1864, S. 86), ist eine vielkernige häufig mächtige nackte Protoplasma-masse. Die Plasmodien von *Aethalium* sind

¹⁾ Über das Auftreten und Verhalten von Plasmaballen in Dermatoplasten siehe S. 275 (STÜBEL 1908 über *Hydrocharis*-Haare). An ganz aus der Zelle isolierten Protoplasten ist amöboide Bewegung nur ausnahmsweise konstatiert (siehe z. B. PROWAZEK 1907 über *Bryopsis*).

durchschnittlich einen Zoll lang, dasjenige von *Didymium serpula* ist oft über mehrere Quadratzeile, ja sogar über fußgroße Strecken verbreitet (CIENKOWSKI 1863, DE BARY 1864, S. 37). Andere Plasmodien, wie von *Didymium leucopus* lassen sich kaum mit bloßem Auge erkennen. Das Plasmodium überzieht das Substrat mit einem Ast- oder Netzwerk von dickeren und feineren Fäden, in welchen sich das körnige Innenplasma in rhythmischer vorwärts und rückwärts schreitender Bewegung befindet. Pseudopodien werden ausgestreckt und eingezogen wie feine Tentakeln. Dadurch, daß sie auf der einen Seite mit größerer Intensität als auf der entgegengesetzten Seite ausgestreckt werden, kriecht das

ganze Plasmodium vorwärts (DE BARY 1864, S. 37, HOFMEISTER 1867, S. 18). Die Bewegung ist zumeist sehr langsam, kann aber bei gewissen Arten unter günstigen Bedingungen bis zu makroskopischer Sichtbarkeit gesteigert werden (DE BARY S. 38).

Amöbähnliche Stadien sind bei mehreren grünen Algenschwärmern beobachtet worden (Fig. 177). Bei *Draparnaldia* kopulieren die Schwärmer im Amöbastadium (KLEBS 1896, S. 420, PASCHER 1914, S. 147). Bei einer *Aphanochaete*-ähnlichen Alge sah PASCHER bisweilen, wie die Schwärmer amöboid werden oder wie der Zellinhalt sich direkt als eine Amöba isolierte. Diese grünen Amöben sind sehr lichtempfindlich. Wenn ein kleiner runder Lichtfleck auf den Rand geworfen wurde, so hörte auf dieser Stelle die Pseudopodienbildung auf während neue Pseudopodien auf der entgegengesetzten Seite entstanden, so daß die Amöbe davonkroch (PASCHER S. 143). Auch andere Fälle von amöboiden Stadien bei Algen sind bekannt (PASCHER 1906, 1914, 1915a und b, 1917, 1918 a und b). Die Makrozoosporen einer

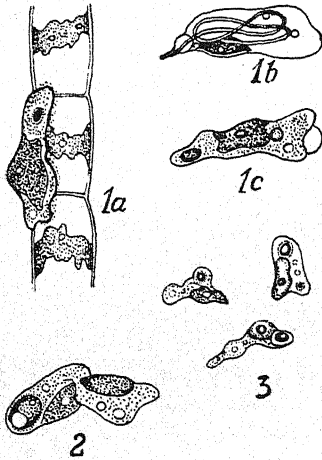


Fig. 177. Amöboide Schwärmer einiger Grünalgen. 1. Makrozoosporen von *Stigeoclonium*. 2. Gameten von *Draparnaldia*. 3. *Tetraspora* (Makrozoosporen), alle mit reichlicher animalischer Ernährung.
Nach PASCHER.

Stigeoclonium-Art, die Gameten von *Draparnaldia* und einer *Tetraspora*-Art zeigen im Amöbastadium sogar animalische Ernährungsweise obwohl sie grüne Chromatophoren haben (PASCHER 1915). Bei einer *Chlamydomonas* treten die amöboiden Zygoten zu kleinen Plasmodien zusammen (PASCHER 1918). Unter den Flagellaten kommen Amöba-Formen bei vielen Gattungen vor, z. B. *Chrysamoeba* (KLEBS), *Heterochloris* (PASCHER) usw. (siehe die oben zitierten Arbeiten PASCHERS). Bei vielen Flagellaten, die sich nicht völlig zu Amöben umwandeln können, ist jedoch die Metabolie des Körpers als eine Andeutung eines ähnlichen Funktionswechsels anzusehen.

Amöboid bewegen sich auch die Myxamöben und die durch Verschmelzung relativ weniger größerer Amöben entstandenen „Plasmodiellen“ (BRUCK 1907, VOUK 1913). Nach VOUK ist die Bewegung der letzteren außerordentlich träge (Fig. 178), so daß man die amöboiden Ver-

¹⁾ Weitere Angaben über Amöben siehe besonders PENARD, 1902.

änderungen der Oberfläche kaum direkt wahrnehmen kann. Die Pseudopodienbildung scheint hier auch nicht auf eine bestimmte Seite begrenzt zu sein, woraus unter Umständen eine Zweiteilung der Amöben resultieren kann.

Die erwähnten interessanten Amöbastadien der Grünalgen scheinen sich reizphysiologisch und morphologisch wie „echte“ Amöben zu ver-

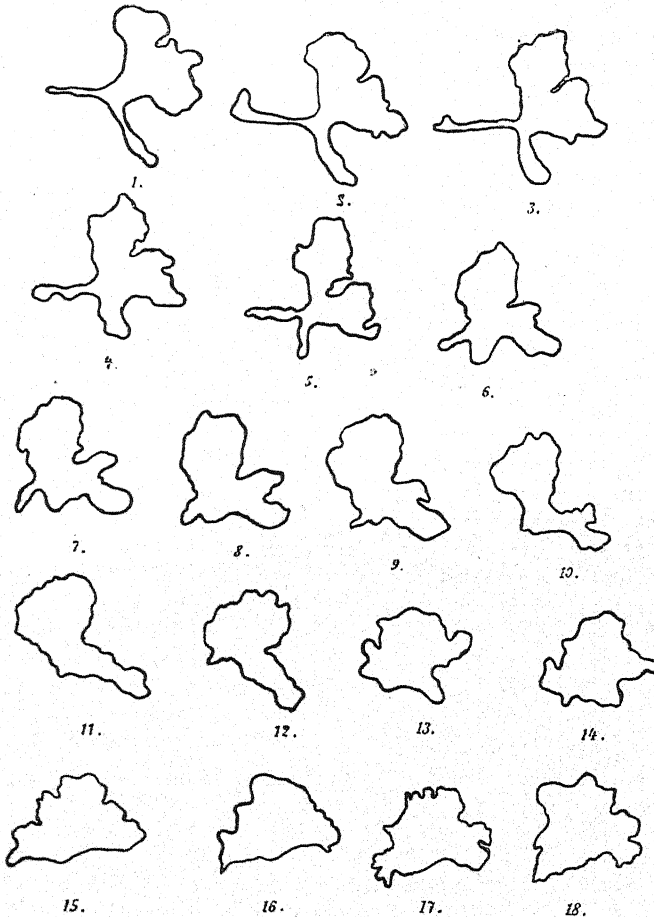


Fig. 178. Amöboide Bewegung der Plasmodien. Nach VOUK 1913.

halten (siehe PASCHERS Arbeiten) und es empfiehlt sich deshalb hier, die wichtigsten Bewegungstypen der letzteren anzugeben.

Amöben bewegen sich überhaupt auf alle Weisen, die man für die Bewegung von Tröpfchen ausdenken kann (vgl. S. 236 ff.). Man kann wenigstens drei Haupttypen unterscheiden (vgl. JENNINGS 1910, S. 2): 1. *Amoeba proteus* hat eine sehr wechselnde Gestalt; die Pseudopodien sind mannigfaltig und bewegen sich auf viele Weisen. Nach DELLINGER (1906) benutzt diese *Amoeba* ihre „Beine“ zum Gehen: das Tier ruht auf den Spitzen einiger Pseudopodien und streckt neue hervor, je nach-

dem es seine Lage ändert (s. Fig. 100, S. 237). 2. *Amoeba limax* hat keine deutlichen Pseudopodien, sondern kriecht oder fließt vorwärts mit großer Geschwindigkeit wie eine einzige in die Länge gezogene Masse (s. Fig. 101, S. 238). 3. *Amoeba verrucosa* rollt langsam dahin, ist weniger leichtflüssig und hat eine runzelige Oberfläche (s. Fig. 102, S. 239).

Die Pseudopodien, die breit und kurz oder lang und fadendünn sind und zwischen diesen Grenzen unzählige, auch verästelte Formen aufweisen, sind nicht nur Bewegungswerkzeuge, sondern auch Fangorgane, Schwebeeinrichtungen usw. Vielfach sind die nicht der Bewegung dienenden Pseudopodien äußerst lang und dünn, so bei den schwebenden *Heliozoen*-Typen. Viele eigentümliche festsitzende Flagellaten haben auch solche Rhizopodien (PASCHER 1915), die wie lange, bewegliche Fangarme vom Körper ausstrahlen. Diese Rhizopodien haben keine Funktion als lokomotorische Bewegungsorgane, sie sind als umgewandelte Bewegungsorgane mit den Geißeln des Flimmerepithels oder den Fühlgeißeln zu analogisieren. — Die Form der Pseudopodien kann also ihre bestimmte ökologische Bedeutung (vgl. S. 237) haben und mit einem Formwechsel verbindet sich sodann ein Funktionswechsel, wie bei *Amoeba proteus*, die nach LEDY (1879) bisweilen im Wasser frei schwebend angetroffen wird (s. Fig. 99, S. 236), hierbei lange dünne Pseudopodien an allen Seiten aussendend. Bei dem Übergang zu dem gewöhnlichen umherkriechenden Zustand auf festem Substrat werden die rhizopodienähnlichen Pseudopodien eingezogen und der Körper wird flach. Sehr anschaulich tritt die Verschiedenartigkeit der Pseudopodien bei gewissen neuerdings von PASCHER (1915) studierten Chrysomonadeen hervor. *Rhizaster crinoides* hat an der Vorderfläche des becherähnlichen, gestielten Protoplasten kurze, lebhaft bewegliche Pseudopodien, die ungemein rasch ausgestreckt und eingezogen werden und häufig Nahrungsvakuolen enthalten. Außerdem kommt ein System langer Rhizopodien vor, die offenbar als Fangorgane funktionieren (vgl. unten).

Zusammenfassend können wir also sagen, daß die Pseudopodienbildung (d. h. die Bildung von beweglichen Vorsprüngen) eine allgemeine Eigenschaft nackter Protoplasmaorganismen ist, daß die Pseudopodien sehr verschieden gestaltet sein und verschiedene Aufgaben haben können, nämlich: 1. Sie sind „zufällige“ Erscheinungen (wohl bei isolierten Protoplastenklumpen der meisten Dermatoplasten und überhaupt bei Flüssigkeitstropfen in einem anisotropen Medium)¹⁾, 2. Bewegungsorgane, 3. Organe der Nahrungsaufnahme bzw. Fangorgane, 4. Schwebeeinrichtungen; außerdem haben sie natürlich alle Eigenschaften, die dem Protoplasma überhaupt zukommen, wie Reizbarkeit usw. — Wie eine Spezialisierung auf eine von diesen Aufgaben nicht vorkommt, so sind auch die Pseudopodien keine distinkten Organe, wie die Cilien, sondern transitorische, etwa den Protoplasmastrukturen vergleichbar; kurz gesagt, die unmittelbarsten Werkzeuge eines primitiven Protoplasten. Eine gewisse, etwas distinktere Arbeitsverteilung erblickt man erst in den Rhizopodien.

b) Näheres über die Pseudopodienbildung und amöboide Bewegung. Die Amöben und Plasmodien, wie jede nackte Zelle über-

¹⁾ Über den Grad der „Zufälligkeit“ herrscht allerdings Unklarheit; vgl. oben.

haupt, besitzen eine zumeist hyaline sichtbare Hautschicht (Ektosark)¹⁾, die manchmal recht stark entwickelt und auch „fester“ sein kann, und ein „körniges“ flüssigeres Innenplasma (Endosark), das den Kern, die Vakuolen und die Plastiden enthält. Die Hautschicht kann ihre Konsistenz regulativ verändern (vgl. PFEFFER 1890, RHUMBLER 1898), was für die Bildung und eventl. Erhaltung der Pseudopodien von Bedeutung ist. Dünne Pseudopodien bestehen fast ausschließlich aus Ektoplasma, während die dickeren auch Körnerplasma enthalten. Wie GAIDUKOW im Ultramikroskop fand, bestehen auch die breiten Pseudopodien (von Myxamöben von *Chondrioderma*) anfangs aus Hyaloplasma, in das später die Mikrosomen einwandern (s. Fig. 179).

Die größte Bedeutung für die Bildung, die Bewegungen und das Einziehen der Pseudopodien hat die erwähnte Fähigkeit des Cytoplasmas, jederzeit eine feste weiche Haut ausbilden zu können, dieselbe dicker oder dünner zu machen und sie wieder in dünnflüssigeres Innenplasma

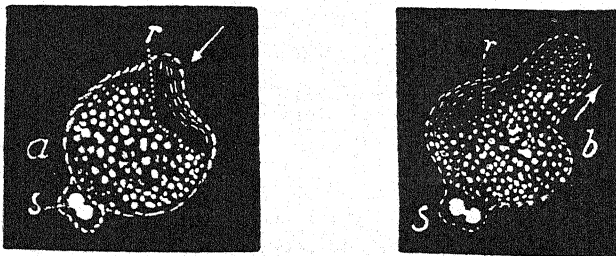


Fig. 179. Amöbe von *Chondrioderma*, ultramikroskopisch. Pseudopodienbildung. r optisch leerer Raum. Nach GAIDUKOW aus RHUMBLER 1914.

zu verwandeln (Endo-Ektoplasmaprozeß nach RHUMBLER). Bei den Plasmodien der Myxomyceten verhält sich die Hautschicht etwa wie erstarrte Gelatine (PFEFFER 1890), die einen dickeren oder dünneren Saum um das strömende Innenplasma bildet, jedoch hinreichend geschmeidig und plastisch ist (infolge des „Endo-Ektoplasmaprozesses“), um jeder Formveränderung des Pseudopodiums zu folgen. Die Auflösung der Hautschicht kann man besonders deutlich bei dem Verschmelzen von zwei aufeinander treffenden Pseudopodien beobachten (CIENKOWSKI 1863). Die hyaline Hautschicht beider Äste bleibt eine Zeit in Berührung, ohne eine Veränderung zu zeigen. Nach einer Weile erscheint die Scheidungslinie stellenweise verwischt und verschwindet bald gänzlich. Die sich berührenden Hautschichten sind in eine verschmolzen, die wie eine Querwand das Endoplasma der Äste scheidet. Nach einer Pause eilen die Endoplasmen durch die hyaline Wand einander entgegen, um sich in einen gemeinsamen Strom zu vereinigen. Die Klebrigkeit der Pseudopodien ist auch Veränderungen unterworfen. Sich ausstreckende Pseudopodien sind anheftend, einziehende nicht (s. JENSEN 1902, S. 11). Diese wechselnde Adhäsion an der Unterlage kann für die Bewegungsrichtung des Körpers bedeutungsvoll sein (vgl. unten).

Weil eine nackte Zelle ein Tröpfchen von mehr oder weniger zäher Beschaffenheit ist, war es immer verlockend, ihre Bewegungen durch

¹⁾ Über die Hautschicht der Dermatoplasten siehe Kap. VII.

lokale Veränderungen der Oberflächenspannung zu erklären¹⁾. Bei einem kugeligen Tropfen ist die Oberflächenspannung überall gleich. Wird sie an einem Punkt herabgesetzt, so entsteht hier eine Ausbuchtung und die Masse des Tropfens wird nach dieser Richtung verschoben. Es entsteht ein Pseudopodium, in das die Tropfenmasse auf Grund des stärkeren Hinterdrucks (QUINCKE) oder der inhomogenen Druckverteilung im Medium bei der Strömung (BÜTSCHLI 1892) hinüberfließt.

Man kann auf zahllose Weisen die Amöbabewegung physikalisch nachahmen, z. B. mit Quecksilbertropfen und Kaliumbichromatkristall in verdünnter Salpetersäure, mit Nelkenöl auf Glycerin-Alkohol (JENNINGS)

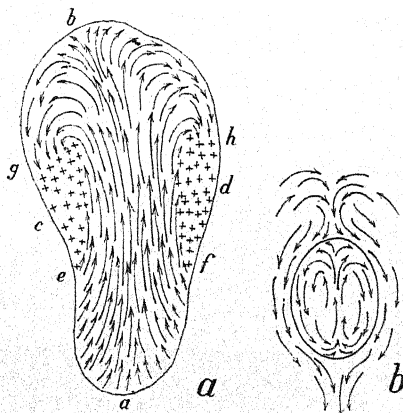


Fig. 180. a *Pelomyxa palustris*, Schema der inneren Strömung. Nach SCHULZE aus BERTHOLD 1886. b Schema der Strömungen in einem Emulsionstropfen und in dem ihn umgebenden Medium. Nach BERTHOLD.

usw. In diesen Fällen irrt der Tropfen unter lebhafter Formveränderung hin und her oder es bilden sich lange Pseudopodien aus. — Es ist natürlich verfehlt, auf Grund derartiger Versuche die Amöbabewegung als „erklärt“ zu betrachten. Die Oberflächenspannung ist jedenfalls nur ein Mittel und wahrscheinlich nicht das einzige. Unerklärt bleibt die weiter rückwärts liegende Kausalkette bis hinauf zum Reiz, also kurz alle die chemischen und chemisch-physikalischen Veränderungen im Cytoplasma, welche die Pseudopodienbildung zur letzten Folge haben.

Im einfachsten Fall würde das Pseudopodium fontäneartig entspringen (vgl. Fig. 180), also durch zentrifugalen Druck auf einen Punkt — bzw. verminderten Oberflächen-

druck — so daß das Innenplasma hervorgepreßt würde. Man kann auch den Fall denken, daß das Pseudopodium aktiv hervorwächst. JENNINGS (1904) fand ein interkaläres Hervorwachsen von frei in das Medium ragenden Pseudopodien.

Wären Oberflächenspannungen mit im Spiel, sollte das Plasma eine fontäneartige Strömung aufweisen (BERTHOLD 1886, RHUMBLER 1898, 1905), wie dies nach RHUMBLER bei *Amoeba blattae* der Fall sein soll. Ob allerdings das Hautplasma mitfließt, erscheint zweifelhaft. Nach JENNINGS (1904) bewegt es sich bei *Amoeba limax* nur passiv, wie die Peripherie eines Rades. Eben bei dieser Amöbe wäre die Bewegung leicht durch dauernd einseitige Herabsetzung der Oberflächenspannung zu erklären. Da aber die dementsprechend zu fordernden Fontäneströme nicht immer nachzuweisen sind, dürften auch hier die Verhältnisse kompliziert sein²⁾.

¹⁾ Über die Mechanik der amöboiden Bewegungen siehe BERTHOLD, 1886, BÜTSCHLI, 1892, RHUMBLER, 1878, 1905, PFEFFER, 1904, S. 714, JENNINGS, 1910 u. a.; eine ähnliche Auffassung s. JENSEN, 1902. Literaturdiskussion bei BIEDERMANN, 1908. Über Physikalisches, über den Oberflächendruck s. JENSEN, S. 25, BIEDERMANN S. 120.

²⁾ BIEDERMANN, 1908, S. 81 schließt sich der Ansicht RHUMBLERS an, daß eine fontäneartige Zirkulation des gesamten Plasmas das Vorwärtsschreiten des *blattae*-Typus bedingt.

Man kann auch denken, daß lokale Adhäsionsänderungen zwischen Amöbe und Substrat das Kriechen veranlassen (BERTHOLD 1886, S. 95). Die Adhäsion würde am stärksten an dem flach gedrückten Vorderende (z. B. vom *Am. limax*) sein und nach hinten abnehmen, wo die Oberflächenspannung ein Abrunden und Loslösen vom Substrat bedingen würde (vgl. JENNINGS 1904, RHUMBLER 1905, BIEDERMANN 1908, S. 124; s. Fig. 101, S. 238). — Übrigens gibt es noch weitere physikalische Erklärungsmöglichkeiten, wie z. B. den Hinweis auf einen an der Hinterseite eines Tropfens einsetzenden höheren „Gelatinierungsdruck“ (RHUMBLER a. a. O.).

Betreffs der Entstehung der stumpf fingerähnlichen Pseudopodien der Amöben vom *lobosa*-Typus gibt es also reichlich physikalische

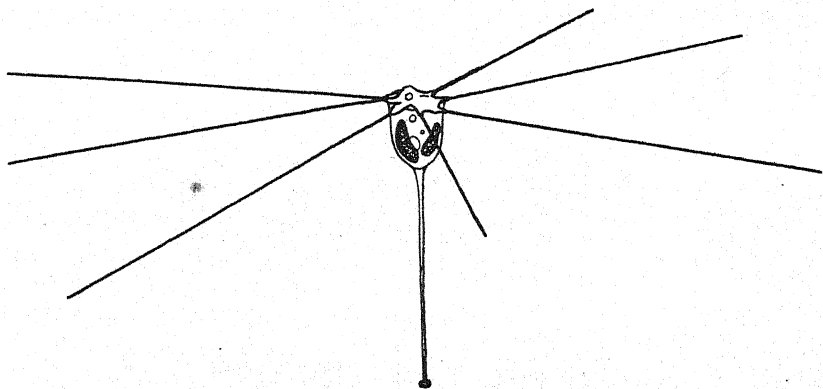


Fig. 181. *Rhizaster crinoides*. Nach PASCHER.

Analogien. Schwieriger ist es, die Entstehung der fadendünnen, häufig frei in das Medium ausgestreckten Pseudopodien zu erklären (vgl. BERTHOLD 1886, BÜTSCHLI 1892). Diese dürften wohl zugleich entweder festere Achsenfäden besitzen (SCHULTZE 1863, S. 29) oder überhaupt eine festere Konsistenz als das sonstige Plasma haben¹⁾. Hierfür spricht der nichttropfige Zerfall, ferner die beobachtete Brüchigkeit (DOFLEIN 1919) und Elastizität (z. B. PASCHER 1915, S. 85) der Rhizopodien. Höchstwahrscheinlich betätigen sich bei der Entstehung dieser Pseudopodien in noch höherem Grad als bei den stumpfen kolloidale Zustandsänderungen und sie bilden sich vielleicht in gewissen Fällen in einer analogen Weise wie die Schleimfäden und Schleimstiele vieler niederer Organismen²⁾. Hierbei bewahren sie stetig die Fähigkeit sich zu krümmen, zu verlängern und

¹⁾ Bei Pseudopodien, die strömendes Körnerplasma enthalten, pflegt die Hautschicht starrer zu sein (z. B. bei *Myxomyceten*).

²⁾ Ob man sie nach VERWORN, 1915, S. 288, JENSEN, 1902, S. 7 einfach als zentrifugale Anströmungen von Protoplasma betrachten kann, erscheint sehr fraglich. PFEFFER, 1904, S. 713 betont mit Recht, daß die Ausdrücke „Expansion“ und „Kontraktion“ hier nur in beschreibendem Sinn zu nehmen sind. Gleiches gilt von den von JENSEN, 1902, S. 7 eingeführten Benennungen „sphärogen“ und „zylihydrogen“. — Die Mannigfaltigkeit der Pseudopodienbildung verbietet zu generelle Deutungen, z. B. die von VERWORN, JENSEN u. a. versuchten chemotaktischen Erklärungen (s. BIEDERMANN 1908, S. 135 ff.).

zu verkürzen; die etwaigen Konsistenzveränderungen müssen also reversibel sein und schnell wechseln können. Etwas dickere Pseudopodien zeigen auch öfters Plasmaströmung. Aus alledem ersieht man, daß es schwer hält, von der physikalischen Beschaffenheit der Pseudopodien eine adäquate Vorstellung zu bekommen. Sie sind jedenfalls keine einfachen Flüssigkeitsfäden, sondern es kommt noch etwas hinzu, das wir nicht präziser ausdrücken können als die Labilität des Cytoplasmas und sein Vermögen, gleichzeitig oder kurz nacheinander verschiedene kolloidale Zustände ausbilden zu können¹⁾.

Die 80—450 μ langen Rhizopodien von *Rhizaster* (PASCHER 1915; Fig. 181) verlängern und verkürzen sich oft in raschster Folge. Kommen sie mit einem Nahrungskörper in Kontakt, bildet sich eine Plasmaanhäufung, die denselben umfließt²⁾. Die Rhizopodien haben bei diesem Protisten auch Bewegungsvermögen, sie führen schnelle, ruckweise Bewegungen

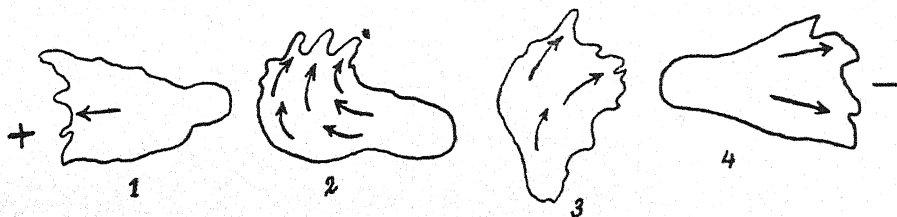


Fig. 182. Bewegungsänderung einer Amöbe in einem elektrischen Stromfeld.
Nach JENNINGS 1910.

hin und her in der Ebene der (horizontal gestellten) Rhizopodien aus; die Bewegungen scheinen vorwiegend an der Basis zu geschehen. Diese merkwürdigen, als raffinierte Fangorgane zu deutenden Pseudopodien scheinen auch geotropisch zu sein: Bei Schiefstellung des Protoplastengehäuses kehren sie zur Horizontallage zurück.

c) Einfluß äußerer Bedingungen. Die Pseudopodienbildung der Rhizopoden und rhizopodialen Zellen überhaupt sowie der Schleimpilze ist sehr empfindlich gegen Reize. Die Amöben reagieren auf Kontakt, chemische, osmotische, thermische Reize usw. (s. JENNINGS 1910). Bei sehr starker Reizung antwortet die Amöbe durch Einziehen der Pseudopodien, sie wird kugelförmig und unbeweglich. Ähnliche „Kontraktion“ wird auch an Rhizopodien von Heliozoen und Myxomyceten durch elektrische Schläge usw. hervorgerufen (KÜHNE 1864, VERWORN 1915). Ob allerdings diese Kontraktion eine elementare Funktion der lebendigen Substanz ist, bleibt näher zu erforschen. Die mit Änderung der Konsistenz oberhandnehmende Oberflächenspannung würde natürlich auch Zusammenziehung des Körpers und tropfigen Zerfall der Pseudopodien bewirken (vgl. S. 258 f.).

Die Amöben reagieren nach JENNINGS durch „Schreckreaktion“ (motor reflex) und die Fluchtrichtung steht in keinem bestimmten Ver-

¹⁾ Über kolloidale Zustandsänderungen siehe S. 190. S. 262 ff. ist auch ausinandergesetzt, daß die Wabenstruktur keine unerläßliche Vorbedingung von Konsistenzänderungen des Cytoplasmas ist (vgl. auch PFEFFER 1904, S. 720).

²⁾ Über das Verhalten der Rhizopodien tierischer Protisten siehe z. B. M. SCHULTZE, 1863; KÜHNE, 1864; VERWORN, 1889, 1915; DOFLEIN, 1919 u. a.

hältnis zur Reizrichtung, so daß der Organismus nur durch eine Serie von Fluchtversuchen dem Hindernis entweicht. Die Reaktion geht so vor sich, daß die Pseudopodien an der vom Reiz getroffenen Vorderseite eingezogen werden (die Hinterseite ist fast unempfindlich), während neue seitlich entstehen. Bei Licht- und elektrischer Reizung scheinen die Amöben jedoch topotaktisch zu reagieren, d. h. die neuen Pseudopodien werden auf der vom Reiz abgekehrten Seite hervorgestreckt (DAVENPORT 1897; vgl. Fig. 182).

Ein Spezialfall von chemischer bzw. osmotischer und Kontaktreizung ist die Nahrungsaufnahme der Amöben. Durch Hervorstrecken von einem oder mehreren Pseudopodien, die den Nahrungskörper umschließen, und durch spätere Einziehung wird die Nahrung in das Endoplasma gebracht (siehe die Schilderung bei JENNINGS 1910, S. 17 ff.; Fig. 183). Das morphologische Bild des ganzen Vorgangs kann natürlich sehr wechseln. Eine Nachahmung der Aufnahme von Nahrungskörpern und Ausstoßung der unverdaulichen Reste erlangte RHUMBLER (1898) auf physikalischem Wege, indem er kleinen Chloroformtropfen überschellackte Glasfäden bot (Fig. 184; vgl. auch JENNINGS 1902, RHUMBLER 1914, S. 576 ff.). Vgl. auch Fig. 194, S. 378.

d) Die Bewegung in den Plasmodien der Myxomyceten¹⁾. In dem Körper und den Pseudopodien der Amöben wird häufig Strömung beobachtet (vgl. oben, JENSEN 1902, RHUMBLER, 1898, 1905, BIEDERMANN 1908), die ja schon durch die Formveränderungen passiv bedingt sein könnte. Wäre die amöboide Bewegung ganz durch Oberflächenspannungsverhältnisse bedingt, so

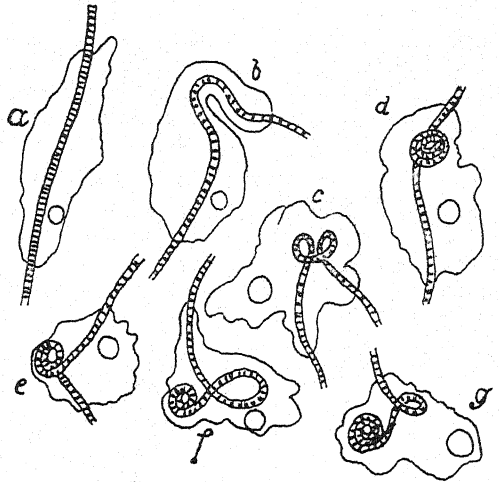


Fig. 183. *Amoeba verrucosa*, einen *Oscillaria*-Faden fassend. Nach RHUMBLER 1898,

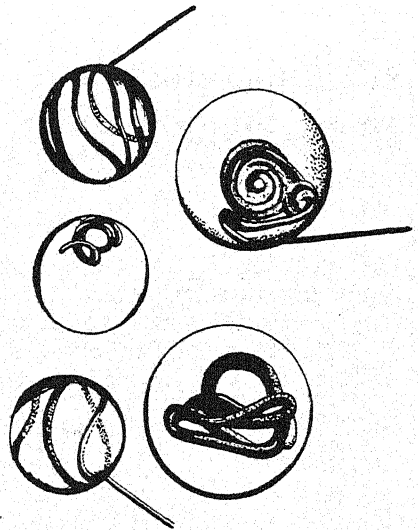


Fig. 184. Aufnahme eines Schellackfadens in einen Chloroformtropfen. Nach RHUMBLER 1914.

¹⁾ Vgl. DE BARY, 1864; KÜHNE, 1864; HOFMEISTER, 1867; PFEFFER, 1890, 1904, S. 712; JENSEN, 1902; VOUK, 1913.

würde es hierbei nichts anderes als passive Strömung (Fontäneströmung) geben. Höchstwahrscheinlich haben aber die Bewegungen des Protoplasmas vielfach einen tiefer liegenden Grund, d. h. entspringen den Eigenschaften der chemischen und physikalischen Organisation und sind insofern als mehr „aktiv“, d. h. spezifisch protoplasmatisch¹⁾ anzusehen. Die spezifische Protoplasmaströmung ist in besonders hohem Grad bei den großen Plasmodien der Myxomyceten entwickelt.

DE BARY (1864) hat ausführlich das Aussehen und die allgemeinen Bewegungen der Plasmodien beschrieben. Sie bilden in vegetativem Zustand ein Adernetz aus gröberen und feineren Verzweigungen (Fig. 185). An der Oberfläche der stärkeren Äste treten Zweiglein der verschiedensten Größe hervor, die sich häufig netzartig verbinden, namentlich an der

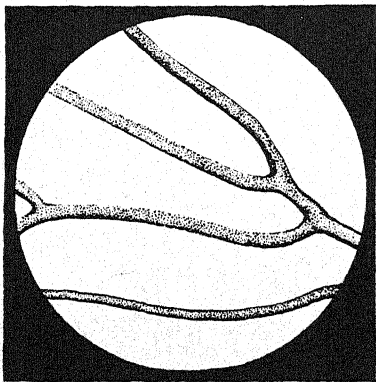


Fig. 185. Teil eines Plasmodiums, die Verästelung der Stränge zeigend. Vergr. 60. Nach einer Mikrophotographie von VOUK 1913.

Peripherie des Plasmodiums. Die Hauptäste nehmen in stetem Wechsel an Dicke zu und wieder ab, hie und da erscheint an ihrer Oberfläche eine erste flache Hervorragung, welche sich langsam oder plötzlich zu einem neuen Aste ausstreckt, während anderwärts Äste kleiner werden und allmählich in den Hauptstamm zurückfließen. Die mikroskopischen Zweige werden in unauflöschlichem Wechsel ausgetrieben und wieder eingezogen, können auch zu Hauptästen anschwellen. Die Bewegungen sind an dem Vorderende des Plasmodium lebhafter.

Die Bewegung des Endoplasmas wird bemerkbar, sobald das junge Plasmodium eine Größe von 0,2—0,5 mm² erreicht hat, nimmt mit dem Anwachsen des Plasmodiums an Schnelligkeit zu

und wird deutlich rhythmisch. In jedem Strang strömt das Endoplasma periodisch vorwärts und rückwärts²⁾. Das Endoplasma wird sozusagen hin und zurück gepumpt wie in einer Röhre von Ektoplasma.

HOFMEISTER (1867) bestimmte die Stromgeschwindigkeit bei Plasmodien von *Didymium Serpula* zu 10 mm, bei *Physarum* zu 5,4 mm pro Minute. Wegen der rhythmischen Bewegung weist natürlich die Geschwindigkeit ein Steigen und Fallen auf und auch ein kurzes Stillstehen beim Phasenwechsel (siehe Fig. 186). Die mittlere Geschwindigkeit bei 18°—20° C beträgt etwa 1/2 mm in der Sekunde bei *Didymium* und *Chondrioderma* (VOUK 1913, S. 661). Die größte beobachtete Geschwindigkeit war 1,25 mm in der Sekunde, eine Zahl, die erheblich die für die Strömung in behäuteten Zellen gefundenen Werte übersteigt (vgl. unten). Hierbei bleibt zu beachten, daß die Strömungsgeschwindigkeit erheblich mit den Bedingungen wechselt.

Bei der Vorwärtsbewegung des Protoplasmas schwellen die Enden der Pseudopodien knopf- oder tropfenähnlich an und werden nachher

¹⁾ RHUMBLER würde den allerdings nicht schön klingenden Ausdruck „organismisch“ verwenden (RHUMBLER 1906, S. 1).

²⁾ Vgl. auch HOFMEISTER, 1867, S. 23; JENSEN, 1902, S. 15.

zu dünnen Scheiben abgeplattet. Das Ektoplasma hat eine gelatinöse Konsistenz (vgl. PFEFFER 1890), wodurch verständlich wird, daß die häufig haarfeinen Pseudopodien nicht zu Tröpfchen zerfallen (vgl. oben S. 357). Der Hauptstrom teilt sich in mehrere, häufig anastomosierende Äste. An einigen Punkten hört die Strömung auf, an andern bilden sich neue Ströme, die an verschiedene Seiten eilen (CIENKOWSKI 1863). Sogar in ein und demselben Ast sind nebeneinander in entgegengesetzter Richtung vorbeigleitende Ströme eine gewöhnliche Erscheinung.

Die Strömung in der Bewegungsrichtung des Plasmodiums dauert immer länger als die entgegengesetzte Strömung; die Summe der beiden Zeiten, d. h. die Periodenlänge, ist jedoch für die größeren Pseudopodien eines Plasmodiums konstant (VOUK 1910, S. 863). In den kleineren Pseudopodien, welche bald entstehen und vergehen, ist die

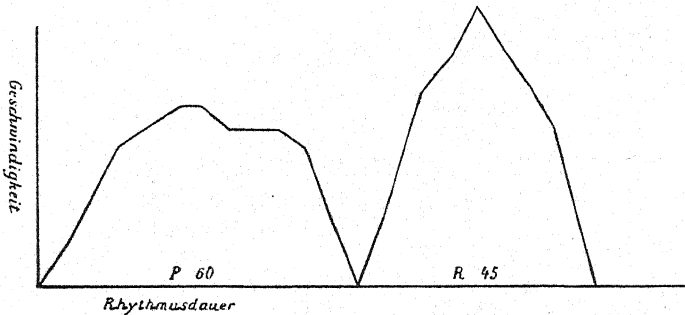


Fig. 186. Kurve der Strömungspulsation im Plasmodium. Nach VOUK 1913.

Strömung dagegen unregelmäßig. Die Periode wird größer mit dem Anwachsen des Plasmodiums. In den von VOUK untersuchten Plasmodien von *Didymium nigripes* variierte die Periode zwischen 1—2 Minuten.

In folgender Tabelle sind die von VOUK (1913, S. 655) gefundenen Werte über die Periodenlänge bei verschiedenen großen Plasmodien wiedergegeben:

Approximative Größe des Plasmodiums	Die Rhythmusdauer
0,7 mm ²	54 Sekunden
1,1 "	54 "
1,6 "	59 "
2,4 "	63 "
4 "	72 "
9 "	86 "
15 "	121 "

Der bei jeder Strömungsphase zurückgelegte Weg hängt ab von der Geschwindigkeit der Strömung und der Dauer der Phase. Es zeigte sich auch, daß bei ein und demselben Plasmodium die Geschwindigkeit umgekehrt proportional ist der Rhythmusdauer (VOUK S. 664).

Die Ursache der rhythmischen Pulsation des Protoplasmas ist unbekannt. Man hat angenommen, daß das Ektoplasma periodische Kontraktionen und Expansionen erleiden und auf solche Weise das Endoplasma hin und zurück pumpen sollte (JENSEN, VERWORN). Die Hypothese wird von keinen Beobachtungen gestützt (vgl. PFEFFER 1904, S. 713, 722).

Im Hinblick auf taktische Reizbarkeit und Reaktionsweise verhalten sich die Plasmodien etwa wie die Amöben. STAHL (1884)

fand, daß das Plasmodium von *Aethalium septicum* von Extrakt aus Gerberlohe angelockt wird. STANGE (1890, S. 165) führte die Versuche in der Weise aus, daß er einen Filtrierpapierstreifen über die Ränder von zwei dicht nebeneinander gestellten Bechergläser hing, so daß die Enden in die eingefüllten Lösungen eintauchten. Enthielt das eine Becherglas Wasser, das andere Loheextrakt, so kroch ein Plasmodium, das auf die Mitte des Streifens gebracht war, auf das letztere hin. Freie Säuren bewirkten bei *Aethalium* Repulsion, die meisten Salze erwiesen sich indifferent. Das *Chondrioderma*-Plasmodium streckte dagegen Pseudopodien in Kapillaren hinein, die mit $\frac{1}{2}$ —2% Apfelsäure oder Asparagin beschickt wurden.

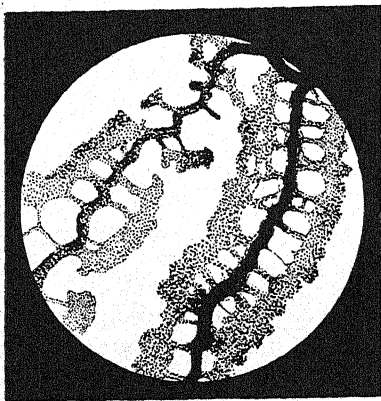


Fig. 187. Verästelung der Plasmodiumstränge nach Benetzung mit Wasser.
Nach VOUK.

Beim Altern nimmt die Reizbarkeit ab. Auch sonst ist dieselbe großen Schwankungen unterworfen, so daß die Plasmodien sehr launische Objekte sind. Am empfindlichsten scheinen sie gegen Feuchtigkeitsdifferenzen zu sein (STAHL 1884). Das Plasmodium reagiert positiv hydrotaktisch. In der Natur kriecht es deshalb in das Substrat hinein¹⁾. Beim Herannahen der Fruchtreife schlägt die Taxis in eine negative um, so daß das Plasmodium sich an die Oberfläche begibt und hier fruktifiziert. Auch Osmotaxis wurde nachgewiesen. Nach STAHL geschah hierbei jedoch eine „Gewöhnung“ an den Reiz, so daß ein an 2% Rohrzucker gewöhntes Plasmodium später negativ auf reines Wasser reagierte. Wie bei den Amöben (vgl. JENNINGS 1910) ist also die Flucht-

reaktion auf neue Bedingungen vorherrschend. Die Plasmodien kriechen auch entgegen einen schwachen Wasserstrom, reagieren also positiv rheotaktisch (JÖNSSON 1883, CLIFFORD 1897). Gegen starkes Tageslicht schützen sie sich durch negative Reaktion (BARANETZKI 1876), die nach STAHL (1884) phobischen Charakter hat (vgl. PFEFFER 1904, S. 777). Am wirksamsten sind die violetten Strahlen.

Auch diffuse Bedingungen haben bedeutende Wirkung, was man u. a. aus veränderter Rhythmik in der Endoplasmaströmung ersieht. Störend wirkt mechanische Reizung (Druck, Erschütterung), plötzliche Beleuchtung (besonders mit ultraviolettem Licht), verschiedene Gifte (Nikotin, Pyridin, Ammoniak) und Narkotica (KÜHNE 1864, VOUK 1913).

Das ultraviolette Licht (Quecksilberquarzlampe) bewirkt nach einer vorübergehenden Erregung baldigen Stillstand der Strömung und tropfge Kontraktion oder Zerfall der Plasmodiumstränge (Fig. 189; VOUK S. 666).

Auch unter dem Einfluß von Äther entsteht zuerst eine Beschleunigung der Strömung, begleitet von der Bildung knotenförmiger Anhäufungen an den Plasmasträngen (Fig. 188), dann allmählich Lähmung

¹⁾ Siehe die anziehende Schilderung bei STAHL.

(VOUK S. 678). Nikotin, das in sehr kleinen Mengen wirkt, ruft Vakuolisierung hervor.

In $\frac{1}{10000}$ Ammoniaklösung tritt Vakuolisierung auf (vgl. S. 276), $\frac{1}{1000}$ Ammoniak bewirkt Nekrobiose in Form blasenartigen Auftreibens der Stränge.

Benetzung mit Wasser ruft momentan einen vorübergehenden Stillstand der Strömung hervor, dann schwache Kontraktion (Einschnürung) der Stränge, endlich Austreiben seitlicher kleiner Äste, die erst nach einigen Stunden wieder eingezogen werden (Fig. 187; VOUK 1913, S. 683). Dieser komplizierte Reizvorgang setzt sich nach VOUK aus mechanischer Shockwirkung¹⁾ durch Benetzung und osmotischer Wirkung zusammen.

Lösungen von Kaliumnitrat, Chlornatrium und Zucker töten in Konzentrationen von 1 Mol bis 0,1 Mol, rufen bei schwächeren Konzentrationen charakteristische Schrumpfungen („Plasmorhyse“ BALBIANI 1898) hervor, sind bei ungefähr 0,01 Mol ohne Wirkung. Die Plasmaströmung wird in hypertonen Konzentrationen immer verlangsamt und die Rhythmik wird gestört.

Das Plasmodium scheint ageotaktisch zu sein (JÖNSSON 1880, STAHL 1884), die Schwerkraft ist auch ohne Einfluß auf die Strömung (VOUK 1913, S. 674).

Lokale Temperaturdifferenzen lösen dagegen thermotaktische Bewegungen aus (STAHL 1885, WORTMANN 1885), wobei 36° das Optimum, d. h. der Wendepunkt zwischen positiver und negativer Reaktion zu sein scheint. Temperaturerhöhung beeinflusst auch die Strömungsgeschwindigkeit des Endoplasmas, wobei ein Intervall von 10° mehr als Verdoppelung herbeiführt (VOUK 1913)²⁾. Unter $+5^{\circ}$ und über $+35^{\circ}$ tritt Kälte- bzw. Wärmerstarre ein (vgl. auch KÜHNE 1864). Die letztere ist außer durch Bewegungslosigkeit durch starke Kontraktion ausgezeichnet, während bei der Kältestarre nur schwache Kontraktion bemerkt wird.

2. Protoplasmaströmung in behäuteten Zellen

a) Verbreitung, Charakteristik. Protoplasmaströmung dürfte wohl nie ganz fehlen in lebensfähigen Zellen; jedoch scheint für die



Fig. 188. Knotenförmige Anhäufungen der Plasmastränge in Äthernarkose. Nach VOUK.

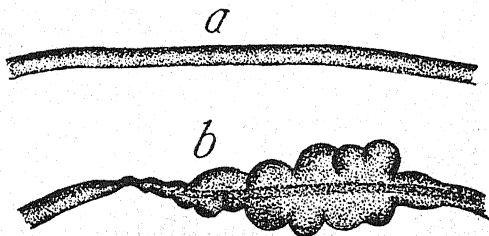


Fig. 189. Ein Plasmodiumstrang. a normal, b gereizt mit ultravioletttem Licht. Vergr. 60. Nach VOUK.

¹⁾ Die Wirkung elektrischer Reizung wurde von KÜHNE, 1864, S. 74 ff. studiert. Es zeigten sich hier dieselben Erscheinungen wie bei ähnlicher Reizung von behäuteten Zellen (siehe S. 268 und unten).

²⁾ Die VAN'T HOFFsche Regel scheint also hier gültig zu sein.

Entstehung einer sichtbaren Bewegung ein Safttraum unerlässlich zu sein, denn die mit Protoplasma erfüllten Embryonalzellen weisen keine mikroskopische Strömung auf (vgl. HOFMEISTER 1867, S. 35)¹⁾. Übrigens wird die Strömung nur durch Fortbewegung von Mikrosomen oder anhaftende Partikeln sichtbar. Strömungen im Hyaloplasma werden erst im Ultramikroskop erkannt (vgl. S. 245). Schon der Stoffwechsel bringt wohl Bewegung der Ultramikronen mit sich (vgl. übrigens BÜTSCHLI 1900, S. 52). Die Strömung tritt auf als Rotation des ganzen wandständigen Protoplasmaschlauches oder als Zirkulation in verschiedenen Bahnen im Wandplasma und in den von demselben ausgehenden Fäden und Strängen im Safttraum. Diese beiden Haupttypen werden durch Übergänge verbunden.

Eine dritte Form von Bewegung, wenn die Partikeln im Plasma langsam und stoßweise hin- und hergeführt werden, wurde von NÄGELI (1855, 1860) Glitschbewegung genannt (vgl. VELTEN 1872, WIGAND 1885, HAUPTFLEISCH 1892, S. 175).

NÄGELI (1855, S. 49) beobachtete die von ihm sogen. Glitschbewegung an Körnchen, die auf der Grenzfläche zwischen Cytoplasma und Zellsaft in vielen Desmidiaceen (namentlich *Closterium*), ferner *Spirogyra*, *Achlya* usw. gleiten. Die Körnchen ragen in den Zellsaft hinein, gleiten also in oder auf der Hautschicht. Sie stehen bei *Closterium* „teils still, teils bewegen sie sich gegen die Enden, teils gegen die Mitte der Zelle. Selten scheinen alle in Bewegung, meist strömt nur ein Teil der Körnchen, während andere ruhig liegen“. Die Körnchen bewegen sich unabhängig voneinander, bei *Achlya* gleiten sie häufig in Kreisen oder Spiralen um die Plasmafäden. An diese NÄGELISCHE Glitschbewegung wäre vielleicht das von CRATO (1890) beobachtete Gleiten der „Physoden“ in den Plasmawänden der Schaumkammern bei gewissen Algen u. a. anzugliedern. Vgl. auch BÜTSCHLI (1892).

Die Glitschbewegung scheint nicht Molekularbewegung im gewöhnlichen Verstand zu sein, denn die Körnchen zeigen nach NÄGELI ein-stetiges Vorwärtsgleiten, niemals zittern sie. Zitternde Molekularbewegung ist andererseits an Mikrosomen im Plasma beobachtet worden (vgl. S. 264, Anm.). Die Glitschbewegung könnte auf Oberflächenspannungsverhältnissen beruhen, etwa denen ähnlich, die das Tanzen von Kamferstättchen auf Wasser bedingen (vgl. BÜTSCHLI 1892). Andererseits spricht manches dafür, daß die Körnchen durch Strömchen im Cytoplasma selbst passiv mitgeschleppt werden. Es ist derzeit nicht möglich, eine Entscheidung betreffs der wahren Natur der NÄGELISCHEN Glitschbewegung zu treffen²⁾. Direkte Beweise für eine „aktive“ Bewegung von Mikrosomen und Cytosomen gegen vorhandene Hyaloplasmaströme gibt es jedenfalls noch nicht (vgl. hierüber VELTEN 1876, S. 85; BERTHOLD 1886, S. 123).

Eine etwas tiefere Analyse der Vorstadien der Plasmaströmung vermittelt zweifelsohne die ultramikroskopische Untersuchungsmethode. GAIDUKOV (1906, 1910) konnte zeigen, daß die „Ultramikronen“ immer in Bewegung sind, auch wenn bei gewöhnlichem Licht keine Strömung zu sehen ist, so bei *Spirogyra*, *Cladophora*, *Mesocarpus*, *Oscillaria*, *Chlamydomonas*, *Bodo* u. a., ferner in Zellen von *Vallisneria* vor dem

¹⁾ Die Gymnoplasten sind ja an ihrer Oberfläche mit einem wässrigen Medium im Kontakt. Die Myxomycetenplasmodien lehren dagegen, daß ein derartiger Kontakt keine unerlässliche Bedingung für das Auftreten von Strömungen ist. Über Strömungen in Flagellaten siehe z. B. KLEBS (1883, 1893).

²⁾ Deshalb erscheint es mir auch überflüssig zu sein, auf die von VELTEN (1872) und WIGAND (1885) aufgestellten sechs bzw. sieben Typen der Protoplasmaströmung einzugehen. Über die ebenfalls heute verlassen Ansichten von BRÜCKE, HEIDENHAIN und HANSTEIN siehe HAUPTFLEISCH (1892, S. 180). Ob es andererseits berechtigt ist, wie HAUPTFLEISCH es tut, nur eine Art von Cytoplasmaströmung anzunehmen und also die NÄGELISCHE Glitschbewegung ohne weiteres mit den Vorstadien der Circulationsströmung zu identifizieren, erscheint mir noch ungewiß.

Beginn der Plasmaströmung. Die Bewegung der „Ultramikronen“ ist sehr mannigfaltig. Sie sammeln sich in Klümpchen und gehen wieder auseinander, wobei die Richtung der Strömung sich beständig ändert. Dicht nebeneinander kann man zwei in entgegengesetzter Richtung bewegte Teilchenreihen beobachten. — Höchstwahrscheinlich handelt es sich bei den von GAIDUKOV beobachteten Bewegungen um „Glitschbewegungen“. Unentschieden bleibt noch, ob die „Ultramikronen“ Teile des Hyaloplasmas oder winzige Mikrosomen sind. Im Hinblick auf das Problem „Strömung“ oder „Körnchenwanderung“ geben die Beobachtungen GAIDUKOVs keinen Aufschluß.

Für das Studium der Cytoplasmabewegung überhaupt ist es natürlich von Wichtigkeit, eben auf die kleinsten und leichtesten der mitgeschleppten Mikrosomen achtzugeben und nicht etwa auf Cytosomen oder Chlorophyllkörper, die erst bei intensiveren Strömen mitgerissen werden. So bemerkt BERTHOLD betreffs *Helodea*-Zellen, daß die nach der Präparation zunächst auftretende Glitschbewegung „wenig ausgiebig ist, wenn man nur auf die Chlorophyllkörper achtet. Aber das farblose Plasma ist lange vorher schon in lebhafter Bewegung, wie sich an der regelmäßigen Ortsänderung der ihm eingelagerten zarten Kügelchen erkennen läßt“.

Die schwächsten Formen von Cytoplasmaströmung sind eben das Hin- und Hergleiten. Die Strömchen stehen gewöhnlich bald wieder still, beginnen an einer anderen Stelle von neuem, gehen wieder zurück usw. Diese ungeordnete Art von Bewegung (von WIGAND 1885 „Digressionsbewegung“ genannt) tritt auch regelmäßig als Vorstadium der intensiveren Formen von Cytoplasmabewegung auf (VELTEN 1872, BERTHOLD 1886, HAUPTFLEISCH 1892). Aber auch noch in der Zirkulationsströmung kann stoßweise, sogar rhythmische Bewegung beobachtet werden, die an das Hin- und Hergleiten des Anfangsstadiums erinnert. Überhaupt scheint die Zirkulation weniger intensiv als die Rotation zu sein. In denselben Zellen spielt sich nach Wundreizung die Entwicklung von Digressionsbewegung über Zirkulation bis zur Rotation ab (HAUPTFLEISCH 1892).

Zirkulationsbewegung ist charakteristisch für Zellen mit im Zellsafttraum ausgespannten Cytoplasmasträngen¹⁾. Sie ist leicht erkennbar in großzelligen Haaren, z. B. den Brennhaaren von *Urtica*, den Zellen der großen Haare von *Cucurbita*, *Ecballium*, *Tradescantia*, *Solanum tuberosum*, des Griffels von *Campanula* usw. Ferner in *Spirogyra* und anderen Konjugaten, in den Zellen des Fleisches vieler saftiger Früchte (z. B. *Symphoricarpos racemosa*), im Parenchym sehr saftreicher Monokotyledonen usw.

Rotationsbewegung ist charakteristisch für Kambiumzellen vieler Pflanzen (z. B. *Sida Napea*, *Lathyrus heterophyllus*, *Artemisia absinthium*, *Tradescantia*-Arten usw. nach VELTEN 1873, *Sambucus nigra* nach HAUPTFLEISCH), Blattzellen von *Helodea*, *Vallisneria*, *Sagittaria*, *Najas minor* und *major*, *Hydrocharis* u. a. (HOFMEISTER 1867, S. 42; VELTEN 1872; HAUPTFLEISCH 1892), ferner namentlich in den Internodienzellen von *Nitella* und *Chara* (hier entdeckt von CORTI 1772).

¹⁾ Über die Verbreitung der Cytoplasmaströmung siehe HOFMEISTER (1867, S. 35 ff.), VELTEN (1872), WIGAND (1885, S. 169), DE VRIES (1885), BERTHOLD (1886, S. 119), EWART (1903) LAKON (1914), sowie die im Text erwähnten speziellen Arbeiten.

Eine bestimmte Abgrenzung von Objekten, die die eine oder die andere Art von Strömung zeigen, gibt es mit wenigen Ausnahmen (zu welchen *Nitella* und *Chara* gehören) nicht. Dazu ist sowohl die Strömung selbst, wie auch das Vorkommen von Cytoplasmasträngen im Safttraum zu viel von äußeren Bedingungen abhängig, wie unten gezeigt wird. Hier mag nun zuerst eine Detailschilderung einiger typischer Fälle geliefert werden.

a) Typische Zirkulationsströmung. Die erste Andeutung der Strömung, sei es in jungen Zellen oder in solchen, wo die Strömung künstlich hervorgerufen wird, sind die oben erwähnten hin- und hergehenden Strömchen im Wandbeleg. Sodann bemerkt man eine Faltenbildung aus dem Wandbeleg in den Safttraum hinein (Fig. 190). In diesen Falten ist das Cytoplasma in Strömung begriffen und die Falten selbst erscheinen wie verstärkte und „individualisierte“ Strombahnen. Diese Falten lösen sich allmählich von dem Zusammenhang mit dem Wandplasma ab, es entstehen also in dieser Weise die den Safttraum durchziehenden „Stränge“ und „Balken“ (über diesen Vorgang siehe HOFMEISTER 1867, S. 36; HANSTEIN 1870, S. 221, 1880, S. 164; ÅKERMAN 1915, S. 13). Nach HOFMEISTER (1867, S. 45) scheinen auch Stränge durch eine Art von Pseudopodienbildung entstehen zu können. Er beschreibt bei *Tradescantia*- und *Ecballium*-Haaren das Entstehen kurzer, keulenförmiger Hervorragungen der dickeren Streifen des Wandbelegs, die zunächst aus Hyaloplasma bestehen, in das später Körnerplasma einwandert. Sie verlängern sich und verschmelzen mit andern, häufig sehr rasch (in einem Falle 0,08 mm in 21 Sekunden).

Die fertigen Stränge erleiden auch fernerhin bedeutende Veränderungen. Sie sind nach der Entstehung bandförmig und können, wenn sie hinreichend massiv sind, diese Gestalt erhalten, hierbei häufig Verästelungen treibend. Dünnere Stränge sind mehr oder weniger fadenförmig, eventuell mit Auftreibungen versehen. Sie verändern häufig Form, können reißen, eingezogen und wieder ausgebildet werden (siehe die Schilderung bei HOFMEISTER 1867, S. 36 ff.; HAUPTFLEISCH 1892, S. 175 ff.). Es besteht überhaupt Ähnlichkeit zwischen dem Netzwerk von Protoplasmasträngen und dem Pseudopodiennetz eines Plasmodiums, mit dem Unterschied, daß die Stränge im Safttraum keine meßbare und jedenfalls keine ruhende Hautschicht besitzen. Bei der Fortbewegung größerer eckiger Mikrosomen erkennt man oft, daß ein Teil derselben aus der Oberfläche des Stranges in die Vakuolenflüssigkeit hineinragt. Begegnen sich solche größere Körperchen in den entgegengesetzt gerichteten Strombahnen eines und desselben Cytoplasmastranges, so können sie karambolieren und einander wirbelnde Bewegungen erteilen. Kleine Körnchen werden unter solchen Umständen von den größeren, entgegengesetzt laufenden bisweilen in den Gegenstrom herübergerissen.

In den breiteren Strängen und Streifen werden sehr häufig zwei einander entgegengesetzte Richtungen der fließenden Bewegung unterschieden. Bisweilen erscheint eine mittlere Strömung von zwei parallelen, ihr entgegengesetzten Randströmungen eingefasst. In einzelnen Fällen kommen zwei entgegengesetzte Stromrichtungen auch an äußerst dünnen, kaum meßbar dicken Protoplasmasträngen vor.

Die Richtung der Strömung ist in den einzelnen Strängen nicht konstant. Wenn der Strom einige Zeit hindurch in einer bestimmten

Richtung verlaufen ist, so verlangsamt er sich plötzlich bis zum Stillstand und beginnt darauf in kurzer Zeit den Strang anfangs langsam, aber bald schneller werdend im entgegengesetzten Sinne zu durchfließen. Es ist also eine, obzwar wenig regelmäßige „Periodizität“ vorhanden. Der Zeitabstand zwischen zwei Stromumwerfungen beträgt nach HOFMEISTER bei *Tradescantia* 10—15 Minuten, bei *Cucurbita* 7—20 Minuten.

In den Haaren von *Cucurbita* und *Ecballium* sind die Stränge meist viel breiter als bei den der obigen Schilderung zugrunde gelegten *Tradescantia*-Haaren. Bisweilen sind sie so breit und flach, daß polyedrische, mit Zellsaft gefüllte Räume von ihnen nahezu allseitig umschlossen werden (HOFMEISTER 1867, S. 38). Der Zellraum ist also durchsetzt von einem oft sehr komplizierten Netzwerk von in rascher Gestaltsveränderung begriffenen Plasmabändern. Die Bänder und Platten können sich auch vorübergehend zu zylindrischen Fäden zusammenziehen.

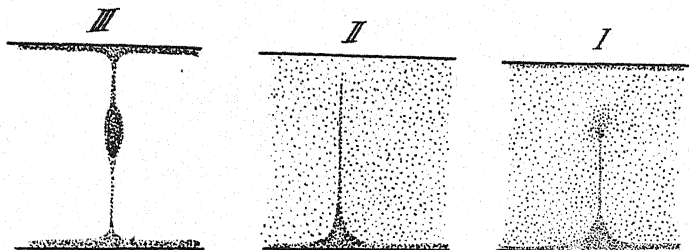


Fig. 190. Bildung der Plasmastränge durch Faltenbildung aus dem Wandplasma.
Nach A. ÄKERMANN 1915.

In den zu vollständigen Schaumkammern zusammengeschlossenen Cytoplasmaplatten der *Cladophora*-Zellen (vgl. S. 249), u. a. sind die Verschiebungen viel unmerklicher. Doch kommt hier ein Gleiten von Körnchen innerhalb der Schaumwände vor (HOFMEISTER 1867, S. 39; CRATO 1896). CRATO, der ein Schaum- oder Netzwerk in den Zellen von *Fucus*, *Ascophyllum*, *Chaetopteris*, *Sphacelaria*, *Ectocarpus*, *Giraudia*, *Dictyota*, *Halorrhiza*, *Tilopterideen*, *Florideen* u. a. Algen sah, beschreibt für die in den Schaumwänden eingeschlossenen Cytosomen („Physoden“) sogar amöboide Bewegungen. Da aber betreffs anderer scheinbar selbstständig sich bewegendes Cytosomen („Chondriosomen“) nachgewiesen ist, daß sie von Cytoplasmaströmen umhergeführt werden (siehe S. 304), so dürften wohl auch in den Cytoplasmalamellen Strömungen vorhanden sein, durch die die Mikrosomen bzw. Cytosomen umhergeführt werden. Auch die Anordnung der Schaumwände ist langsamen Veränderungen unterworfen (HOFMEISTER a. a. O.; vgl. S. 251).

In langgestreckten Zellen, wie den Brennhaaren von *Urtica* oder den spindelförmigen Pollenzellen von *Zostera*, verlaufen die Cytoplasmastränge meist in der Längsrichtung. Die Stränge und Balken sind nach HOFMEISTER (1867, S. 39) öfters dem Wandplasma mehr oder weniger angeschmiegt und ragen wenig in den Raum der Vakuole vor. Die größte Plasmaansammlung befindet sich in der Regel um den wandständigen oder im Zellumen suspendierten Kern.

Eine besondere Form von Zirkulation, die als Übergang zur Rotationsströmung gedeutet werden kann, ist die „springbrunnenartige

Rotation“, bei der in einem dicken zentralen Strang ein einziger Strom aufwärts oder abwärts fließt, während die Masse im Wandbeleg in ihrer Gesamtheit in entgegengesetzter Richtung sich bewegt (BERTHOLD 1886, S. 119ff.). Diese Bewegung, die an die Strömung in den Amöben vom *limax*-Typus erinnert (vgl. S. 356), kommt besonders deutlich bei den Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis* vor (BERTHOLD a. a. O., STÜBEL 1908, S. 277). Die jungen Haare zeigen typische Zirkulation mit mehreren, lebhaft beweglichen und veränderlichen Strängen, die häufig zu einem zentralen Strang zusammenfließen, wobei die Bewegung Springbrunnencharakter bekommt. Im allgemeinen verläuft die Bewegung im Wandbelag von der Basis zur Spitze, in den das Lumen durchsetzenden Fäden in umgekehrter Richtung. In etwas älteren Haaren verschwinden die Stränge größtenteils. Im unteren Zellteil findet man dann oft mehrere wandständige Ströme nebeneinander, die sich gegenseitig stören, unterdrücken usw.

Unter Zirkulation haben wir hier auch die Cytoplasmabewegung in den Blättern und Rhizomen von *Caulerpa prolifera* zu schildern (JANSE 1889). In den „Blättern“ dieser Pflanze bildet der protoplasmatische Inhalt hauptsächlich einen Wandbelag, der sich auch über die zahlreichen das Zellinnere durchziehenden Cellulosebalken erstreckt und sehr zahlreiche Stränge von ungleicher Dicke, die den Zellsaft in verschiedenen Richtungen durchsetzen.

Im Wandbelag der *Caulerpa*-Blätter kommen nur höchstens schwache Strömungen in einzelnen schmalen Bahnen vor (JANSE 1889, S. 184). Auch das die Balken einschließende Cytoplasma verrät keine nennenswerte Beweglichkeit. In den Plasmafäden, die alle der Blattfläche annähernd parallel verlaufen (Fig. 191a), findet dagegen lebhafteste Strömung statt. „Bisweilen geht diese Bewegung nur in einer Richtung vor sich, um dann bald nachher den entgegengesetzten Weg einzuschlagen, meistens werden aber auf einem ähnlichen Strange Körner in entgegengesetzten Richtungen fortgeschoben und selbst an den dünnsten, vollkommen hyalinen Fäden kann man solches wahrnehmen“ (JANSE S. 186). Diese Strömung stimmt also im wesentlichen mit der typischen Zirkulation bei höheren Pflanzen überein. Die Geschwindigkeit der Bewegung ist ziemlich konstant, nimmt aber in der Nähe der Spitze rasch ab, um an dem embryonalen Scheitel Null zu sein. Auch nach den Rändern hin nimmt die Geschwindigkeit ab; diese ist also in den zentralen Strängen am größten.

Über die Verteilung der Stränge im ganzen Blatt sagt JANSE (S. 188): „Das Protoplasma, das bei *Caulerpa* durch den Blattstiel mittels der wenig zahlreichen, mächtigen Stränge in die Spreite eintritt, verbreitet sich in dieser in ähnlicher Weise, wie es das Blut im Körper der höheren Tiere tut, nachdem es aus dem Herzen in die Aorta übergetreten ist. Diese Hauptbahn teilt sich bald in einige kleinere, diese teilen sich wiederum zu wiederholten Malen“ usw. Die Stromzweige sind von der Basis aus fächerförmig ausgebreitet. Die Ströme führen massenhaft Chlorophyllkörper, was die Beobachtung erleichtert. Aus diesem Grunde sind sie auch makroskopisch verfolgbar als zarte, grüne, sich nach der Spitze hin verdünnende und ins Mikroskopische verlierende Fäden. Die Fäden scheinen ziemlich stabil zu sein, sie lassen sich leicht in Alkohol konservieren. Ähnlich wie im Blatt ist auch die Verteilung des zirku-

lierenden Plasmas in den Rhizomen. Auch in den Rhizoiden kommt Zirkulation vor.

β) Typische Rotationsbewegung. Als Übergangsform von Zirkulation zur Rotation wurde schon die springbrunnenartige Bewegung erwähnt. Solche kommt außer in dem genannten Beispiel auch bei den Endospermzellen von *Ceratophyllum* (SCHLEIDEN 1837; HOFMEISTER 1867, S. 40; VELTEN 1872, S. 651), den jungen Holzgefäßen des Blattstiels von *Ricinus* (DE VRIES 1885, S. 22) vor. Bei der typischen Rotation umkreisen ein oder mehrere Ströme die Zellen in geschlossener Bahn. Ist ein einziger Strom vorhanden, so rotiert doch nicht der Wandbelag als ganzes innerhalb der Wandung, sondern es bilden sich zwei Streifen ruhenden Plasmas zwischen den beiden einander entgegengesetzt strömenden Partien. Dieser Streifen wird bei *Chara* und *Nitella* durch das Fehlen der Chlorophyllkörper markiert. Die Indifferenzstreifen können übrigens sehr dünn sein, so daß die entgegengesetzt gerichteten Ströme anscheinend unmittelbar aneinandergrenzen, wie bei Wurzelhaaren von *Hydrocharis morsus ranae* (HOFMEISTER 1867, S. 41). Größere Mikrosomen, die auf die Grenzlinie geraten, werden demgemäß in wirbelnde Bewegung versetzt.

In Zellen mit sekundärer Strömung (siehe unten) kann man leicht den Übergang von Zirkulation zur Rotation beobachten (HAUPTFLEISCH 1892). Hierbei werden die Cytoplasmastränge eingezogen. Bei nicht sehr intensiver Strömung werden nur einzelne Streifen des Wandbelags in Rotation versetzt.

Die Rotationsströmung läuft in der Regel in der Längsrichtung der Zelle oder überhaupt „den längsten Weg“ (NÄGELI 1860, VELTEN 1873). Sonst ist die Richtung nicht festgelegt, sondern man sieht häufig benachbarte Zellen, in denen die Strombahn gegenläufig ist, in der einen rechts, in der benachbarten links herum (HAUPTFLEISCH 1892, S. 178). In gewissen Fällen läuft die Strömung in einer Schraube, so regelmäßig bei den langen Internodialzellen der Characeen. Auch in den Wurzelhaaren von *Hydrocharis* und in einigen anderen Objekten können die Strombahnen schräg gegen die Längsachse gestellt sein (MEYEN 1840, II., S. 236; VELTEN 1873, S. 85; STRASBURGER 1902, S. 123). Bei *Helodea*-Blattzellen schlägt die Rotation, wenn sie recht lebhaft ist, den Weg rings um eine Ebene ein, die diagonal die parallelepipedischen Oberhautzellen schneidet (VELTEN 1878). Störungen im Rotationsverlauf werden durch ungünstige Bedingungen (Kälte usw.) verursacht.

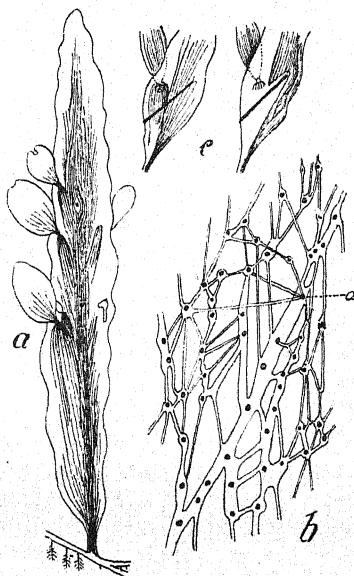


Fig. 191. *Caulerpa prolifera*. a Blatt, den Verlauf der Plasmastränge zeigend. b Balken im Querschnitt und Balkenstränge. c Umordnung des Strangverlaufs bei mechanischem Druck. Nach JANSE 1889.

Bei der Rotation wird häufig der gesamte Zellinhalt, ausgenommen die äußere Hautschicht, mitgerissen. Bei *Chara* und *Nitella* (siehe HÖRMANN 1898, KÜHNE 1899, RHUMBLER 1902) haften die reihenförmig angeordneten kleinen Chlorophyllkörper an dem Wandbelag und werden durch die Strömung langgezogen, während sie an den Indifferenzstreifen rund bleiben. In dem strömenden Plasma finden sich öfter kugelig abgerundete Chromatophoren, die irgendwo aus einer Reihe abgerissen worden sind und dann gelegentlich anderswo wieder in einer Lücke in der Chromatophorenschicht hängen bleiben, um aufs neue unter dem Einfluß der Strömung langgezogen zu werden. Die Chlorophyllkörper können auch auf der Grenze zwischen Hautschicht und strömendem Plasma passiv in Rotation gebracht werden (HÖRMANN, RHUMBLER), gleiches gilt nach RHUMBLER für größere in den Zellsaft verschwemmte Plasmapartien, welche durch ihre Ausdehnung dem strömenden Randplasma nahe kommen.

Bei den Characeen werden die zahlreichen Kerne mitgeschleppt, ferner auch die sogen. „Stachelkugeln“, die namentlich, wenn sie groß sind, durch den Strom zugleich in rollende Bewegung versetzt werden können (HOFMEISTER 1867, S. 43; NÄGELI 1846, S. 107; OVERTON 1890 [Vitalfärbung]).

Bei *Helodea* und *Vallisneria* werden die Chlorophyllkörper bei hinreichend intensiver Rotation mitgeschleppt, ferner auch der Kern und etwa beschädigte Partien des Cytoplasmas. Zuweilen vereinigen sich Partien des passiv fortgeführten Protoplasmas mit einer Anzahl Chlorophyllkörpern zu größeren sphäroidischen Klumpen, die dann in langsamer, wälzender Bewegung vom Cytoplasmastrom fortgeschleppt werden (MEYER 1840, S. 181; HOFMEISTER 1867, S. 41). Nicht selten sieht man den Zellkern an der Umbiegungsstelle des Stromes stecken bleiben; dann stauen sich an ihm auch die nachfolgenden Chlorophyllkörper, bis daß einen Augenblick später alles wieder in den Strom hineingezogen wird (STRASBURGER 1902, S. 124).

Während der Rotation kann die Kontur gegen die Vakuole sehr wechseln, so namentlich bei den Characeen. Das strömende Plasma bauscht sich kugelförmig, bergartig während des Strömens in den Zellsaft hinein und diese Berge wechseln, während sie in dem Rotationsstrom hingleiten; ihre Form, ihre Oberfläche wogt auf und ab. Diese gelatinös aussehenden Plasmaberger bewegen sich entweder mit dem Randstrom, von dem sie direkt einen Anteil darstellen, gemeinsam, oder verharren in Ruhe, indem sie bald den Strom des übrigen Plasmas über sich, bald unter sich, bald seitwärts von sich vorbeiziehen lassen (RHUMBLER 1902, HÖRMANN 1898, HOFMEISTER 1867).

Das strömende Plasma weist bei den Characeen an verschiedenen Stellen sehr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen auf, was verschiedene Konsistenz anzuzeigen scheint. Die Schwerkraft scheint auch die Verteilung der dickflüssigen und dünnflüssigen Schichten des Wandplasmas zu beeinflussen (NÄGELI, RHUMBLER).

Auch die relative Geschwindigkeit der Schichten ist verschieden. Immer bleibt bei der Rotation die Hautschicht in Ruhe und dies nicht nur, wenn diese fest an die Zellhaut gepreßt ist, sondern auch an plasmolysierten Objekten, wie VELTEN (1873, S. 101) nachwies (vgl. EWART 1903, S. 8). In der Regel sind die Chlorophyllkörper an die Hautschicht verankert,

bei den Characeen verlassen sie auch bei intensivster Strömung ihren Platz nicht, was dagegen bei *Helodea*, *Vallisneria* usw. der Fall ist. Bei diesen Objekten kann nach VELTEN das rotierende Plasma einseitig verlagert werden, so daß an einer Seite der Zelle nur ein äußerst dünner Wandbeleg zurückbleibt. Zufällig anwesende Mikrosomen bleiben hier in völliger Ruhe. VELTEN plasmolysierte auch die Zellen mit Glycerin. In den zu Kugeln zusammengezogenen Protoplasten fand fortwährend Strömung statt, hierbei blieb aber die äußerste Schicht in Ruhe, was an den da und dort anhängenden Partikeln, Chlorophyllkörpern usw.

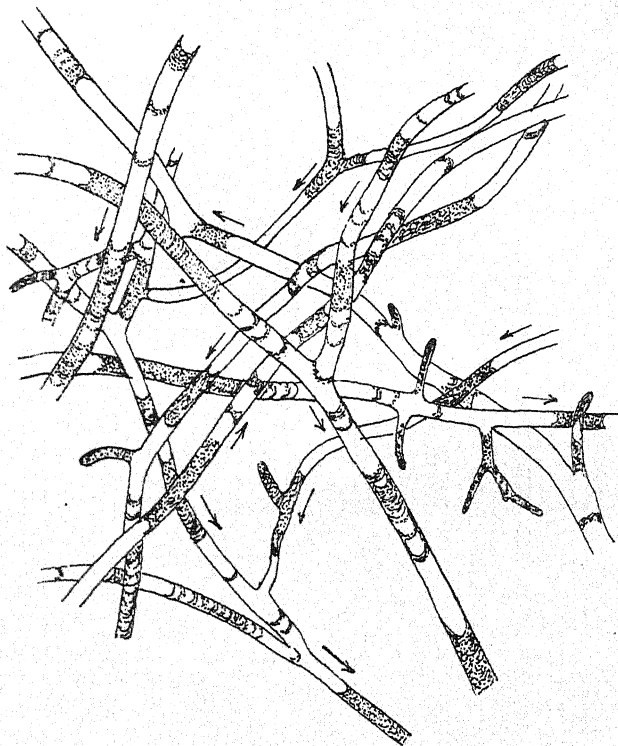


Fig. 192. Protoplasmaabewegung in den Hyphen von *Mucor*. Nach SCHRÖTER 1905.

beobachtet werden kann. Dieser Befund ist jedoch wohl wegen der bei Plasmolyse häufig auftretenden „Haptogenmembran“ (vgl. S. 316) nicht ganz einwandfrei.

Die Strömungsgeschwindigkeit ist also an der Hautschicht gleich Null. Sie wird immer größer in den tieferen Schichten und erreicht an der Vakuolenwand den höchsten Wert. Wie HOFMEISTER (1867, S. 43) und VELTEN (1873) zeigten, befindet sich auch regelmäßig die Vakuolenflüssigkeit in Bewegung und zwar ist hier die Geschwindigkeit am größten an der Peripherie und nimmt nach dem Zentrum zu ab (über ältere unrichtige Angaben siehe VELTEN 1873, S. 88). Schon wenn nur ein schmales Band von Cytoplasma rotiert und das übrige sich in Ruhe befindet, strömt die Vakuolenflüssigkeit mit. Bei der Indifferenzzone herrscht auch in ihr Ruhe. Die Bewegung des Zellsaftes ist also ein

Spiegelbild der Bewegung im Cytoplasmaschlauch. Die Zellsaftbewegung erkennt man an zufällig in ihm vorkommenden Körperchen oder an künstlichen Fällungen (PFEFFER 1888, Methylenblaufällung, Fig. 193). Bei *Chara* können die „Stachelkugeln“ oder „Wimperkörperchen“ durch den Saffraum hindurchsinken und die wechselnden Bewegungszustände verschiedener Schichten abspiegeln (NÄGELI 1860, S. 67, HOFMEISTER 1867, S. 43). Auch bei der Zirkulationsbewegung wird die Vakuolenflüssigkeit in Bewegung versetzt, obwohl nur stellenweise und nach verschiedenen Richtungen.

Cytoplasmabewegung in den Pilzhypen. Die eigentümlich fließende, häufig rhythmisch hin- und hergehende Bewegung des Cytoplasmas in Pilzhypen nimmt eine Sonderstellung ein (Fig. 192). Angaben liegen von WORONIN (1866) und ARTHUR (1897) vor. Genauer studiert wurde die Bewegung von TERNETZ (1900, S. 280) und SCHRÖTER (1905).

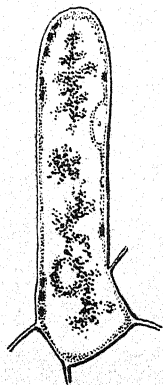


Fig. 193. Kleines Wurzelhaar von *Azolla Caroliniana* nach 20-stündiger Behandlung mit 0,0008 % Methylenblaulösung. Nach PFEFFER 1888.

Bei *Ascapphanus carneus* (TERNETZ 1900) strömt der gesamte Hypheninhalt einheitlich in einer Richtung. Eine ruhende Hautschicht ist auch mit den stärksten Vergrößerungen nicht sichtbar, doch nimmt die Geschwindigkeit der Bewegung im allgemeinen von der Mitte nach der Peripherie hin ab. Die von einem centralen Porus durchbohrten Querwände (siehe S. 139) scheinen dem Strom nur geringen oder gar keinen Widerstand zu bieten. Auch die Vakuolen schlüpfen durch die Querwände hindurch, werden hierbei aber manchmal in kleinere zerteilt.

Die Strömung erfolgt ruckweise und verliert sich gegen die wachsende Hyphenspitze oder das Plasma wird durch Anastomosen einem andern Fadensystem zugeführt. Nach einer Ruhepause schlägt der Strom die entgegengesetzte Richtung ein. Es besteht also hier eine periodische Pulsation, die sehr an die Strömung im Myxomycetenplasmodium erinnert (SCHRÖTER 1905).

Doch ist die Periodenlänge dort sehr variabel, wechselt von Stunden zu Minuten. Nach SCHRÖTER, der *Mucor stolonifer* und *Phycomyces* untersuchte, korreliert das Wachstum der Hypen (das ein Spitzenwachstum ist) mit der Stromrichtung. Der stärkste Zuwachs findet statt, währenddem das Plasma sich nach der Spitze zu bewegt. Ist das Plasma in Ruhe, wird der Zuwachs unbedeutender und er läßt sich kaum nachweisen, sobald der Strom von der Spitze wegeht.

SCHRÖTER fand zuweilen auch eine Art Zirkulation, wobei der Zellsaft nebst einem inneren Teil des Cytoplasmas akropetal strömt, während die äußeren Partien nach der Basis hin fließen (vgl. auch ARTHUR 1897, S. 505). Die Indifferenzzone ist äußerst dünn. Für gewöhnlich geht aber die Bewegung nach dem oben erwähnten Typus.

An der Strömung beteiligen sich auch bei den Mucorineen (SCHRÖTER S. 4) Cytoplasma, Mikrosomen, Zellkerne und Vakuolen. In ganz jungem Entwicklungsstadium, wenn die Hyphe noch mit dichtem, körnigem Protoplasma erfüllt ist, besteht noch keine Strömung. Erst nachdem der Zellfaden einige Verzweigungen gebildet hat und mehrere Hyphenenden oder

Teile des Mycels aus dem Hängetropfen in die Luft gewachsen sind, lassen sich meistens Bewegungen des Plasmas erkennen.

Der pulsierende Strömungstypus kommt außer bei den oben erwähnten Pilzen auch bei *Mucor racemosus* und *Mucedo*, *Rhizopus elegans*, *Sporodinia*, *Aspergillus niger*, *Thamnidium elegans* und *Pilobolus crystallinus* vor (ARTHUR 1897, SCHRÖTER 1905).

Die Ursache der Pulsation des Protoplasmas verlegt TERNETZ (1900, S. 285) in lokale Turgorschwankungen in dem reich verzweigten Zellensystem. Durch abwechselnde Vergrößerung und Verkleinerung von Vakuolen in verschiedenen Teilen des Hyphensystems soll das Protoplasma hin- und hergetrieben werden. Die Perioden scheinen sehr unregelmäßig zu sein. Über die Auffassung SCHRÖTERS siehe unten.

Cytoplasmaströmung bei Protisten. Durch das Vorhandensein einer kontraktilen Vakuole im Zelleib werden bei der Mehrzahl der Protisten entsprechende Strömungen des umgebenden Cytoplasmas erzeugt. Direkt studiert sind aber diese Strömungen nur in wenigen Fällen. Bei *Euglena* ist nach KLEBS (1883, S. 253) das an das Vakuolensystem grenzende Cytoplasma besonders beweglich und wogt bei den Kontraktionen der Vakuolen hin und her. Außerdem kommt aber Strömung des gesamten Zellinhaltes vor, nämlich bei metabolischen Arten (KLEBS S. 259). Deutlich läßt sich die Strömung nur beobachten, wenn die Metabolie gehemmt ist. Das Cytoplasma strömt hin und her, gleitet mit wechselnder Geschwindigkeit und Richtung der in ihm befindlichen Teile, wie Körnchen, Chlorophyllträger usw. Eine periphere ruhende Schicht ist nicht vorhanden, bis dicht an der inneren Fläche der Membran sieht man Bewegung. Die Strömung ist sehr empfindlich gegen äußere Eingriffe (Strychninvergiftung, hohe Temperatur, mechanischen Druck; vgl. unten).

Bei *Trepomonas* kommt nach BÜTSCHLI (1878), KLEBS (1893, S. 347) eine Zirkulation des Cytoplasmas vor. Sie geht bald nach der einen, bald nach der anderen Richtung mit sehr wechselnder Geschwindigkeit. Auch bei *Hexamitus* dürfte im Zusammenhang mit dem Ortswechsel der kontraktilen Vakuole Cytoplasmabewegung stattfinden.

Bei ultramikroskopischer Beobachtung fand GAIDUKOV (1906) vor dem Beginn der Schwimmbewegung des Körpers bei *Chlamydomonas*, *Bodo*, *Chromulina* eine lebhafte Bewegung der Plasmateilchen in der Gegend, die unter der Geißel und unter der Mundöffnung liegt. Dann kann man oft merken, daß ein Klümpchen der Plasmateilchen aus dem Innern in die Peripherie der Zelle geht und sich auf der letzteren bewegt. Bei starker Bewegung der Flagellaten kann man die Bewegung der genannten Klümpchen sowie auch die verschieden gerichteten Strombewegungen der Plasmateilchen innerhalb der Zelle beobachten. Über die Strömung in Bacillariaceen siehe LAUTERBORN (1896), O. MÜLLER (1899, 1900).

Strömungen spezieller Art treten z. B. im Zusammenhang mit der Kern- und Zellteilung auf. Seite 286 wurde geschildert, daß die Polstrahlungen vielleicht Strömchen sind; vgl. auch S. 255. Näheres über die Cytoplasmabewegungen bei der Zellteilung in dem speziellen Abschnitt über diesen Gegenstand.

Spezielle Cytoplasmabewegung ist z. B. auch das Übertreten des männlichen Protoplasten bei der Befruchtung mittels Pollenschläuchen, bei *Spirogyra*, Pilzen, Florideen usw.

Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung. Da die Strömung in hohem Grade von den Bedingungen (äußeren und inneren) abhängt, so ist natürlich auch ihre Geschwindigkeit sehr wechselnd. Um eine Vorstellung von der durchschnittlichen Geschwindigkeit in verschiedenen Objekten zu geben, sind in folgender Tabelle einige Angaben (nach VOUK) zusammengestellt worden (vgl. HOFMEISTER 1867, S. 48, EWART 1903, VOUK 1913, S. 662).

Pflanze	Organ	Geschwindigkeit Millimeter i. d. Sek.	Beobachter
<i>Didymium nigripes</i> . . .	Plasmodium	1,25	VOUK 1912
<i>Didymium Serpula</i> . . .	"	0,16	HOFMEISTER 1867
<i>Physarum</i>	"	0,09	HOFMEISTER 1867
<i>Mucor stolonifer</i>	Hyphen	0,055	{ ARTHUR 1897, SCHRÖTER 1905
<i>Nitella spec.</i>	"	0,0508	EWART 1903
<i>Nitella flexilis</i>	"	0,0271	HOFMEISTER, NÄGELI
<i>Vallisneria spiralis</i> . . .	Blattgewebe	0,026—0,012	MOHL 1846, EWART
<i>Helodea canadensis</i> . . .	"	0,0154	EWART 1903
<i>Tradescantia virginica</i> . .	Staubfadenhaare	0,0138—0,0108	HOFMEISTER 1867, MOHL
<i>Hydrocharis morsus ranae</i>	Wurzelhaare	0,00905	HOFMEISTER
<i>Cucurbita pepo</i>	Blattstielhaare	0,0083	HOFMEISTER
<i>Urtica baccifera</i>	Stengelzellen	0,0052	HOFMEISTER
<i>Sagittaria sagittifolia</i> . .	Stolo	0,0044	MOHL
<i>Sagittaria sagittifolia</i> . .	Blattzellen	0,0029	MOHL
<i>Ceratophyllum demersum</i> .	"	0,0015	MOHL
<i>Potamogeton crispus</i> . . .	"	0,00015	HOFMEISTER

b) Der Einfluß äußerer Bedingungen auf die Cytoplasmaströmung. Wundreizung¹⁾. Die Cytoplasmaströmung tritt in behäuteten Zellen häufig als Folge besonderer Reizung, namentlich einer Wundreizung auf, wie dies FRANK (1872), VELTEN (1872, S. 672), KELLER (1890), HAUPTFLEISCH (1892), KRETSCHMAR (1903) u. a. gezeigt haben. Auch in den Zellen mit „primärer“ Strömung wird diese nach Wundreizung meist intensiver und allgemeiner. Hierbei darf der Reiz nicht tief mechanisch störend auf die Zellen wirken, die man beobachtet, denn hierbei treten sekundär abnorme Veränderungen ein (vgl. unten und Kap. IV). LAUTERBACH (1921).

Primäre d. h. ohne Reizung vorhandene Strömung findet sich bei vielen Pilzen, bei den Algen, die überhaupt Strömung zeigen (Konjugaten, Siphoneen, Characeen usw.); in den Luft- und Wurzelhaaren vieler Pflanzen; in manchen Wurzeln, z. B. den Gefäßbündelzellen von *Vallisneria spiralis*, in den Epidermiszellen vieler Crassulaceen; in sehr vielen Zellen der Blätter von *Helodea canadensis*; in den Blattparenchymzellen mancher Pflanzen z. B. *Sagittaria sagittifolia*; im Rindenparenchym, z. B. bei *Primula sinensis* in einzelnen Zellen; bei manchen Pflanzen im Cambium und auch im Bast; in Pollenschläuchen u. a. m. — Diese nach HAUPTFLEISCH (1892, S. 189) wiedergegebene Aufzählung kann sicherlich vervollständigt werden; ferner bleibt daran zu erinnern, daß auch bei

¹⁾ Vgl. EWART 1903. Über die vom Wundreiz ausgelösten Verlagerungen im Zelleib, Wanderung durch Plasmodiesmen usw. siehe S. 135 f., 143. Über Deformation des Cytoplasmas unter Einwirkung mechanischer, elektrischer Reizung usw. siehe S. 264 ff. NĚMEC 1901 b, PORODKO 1912, 1913.

größter Vorsicht in der Handhabung der Objekte äußere Störungen schwierig zu vermeiden sind.

Sekundäre, d. h. durch Reizung (namentlich Wundreizung) hervorrufbare Strömung ist in vielen Fällen beobachtet worden (siehe die oben erwähnten Arbeiten, ferner SCHRÖTER 1905 betreffs Pilze), z. B. bei *Helodea*, *Vallisneria*, im Holzparenchym vieler Coniferen, dem Parenchym von *Cucurbita*, dem Hypokotyl von *Lupinus albus* u. a. (KELLER, HAUPTFLEISCH). Als Kriterium auf induzierte Strömung wurde bei solchen Objekten, die nur auf Schnitten Beobachtung gestatten, genommen, daß gleich nach dem Herstellen des Präparates Ruhe herrscht und Bewegung erst allmählich und mit steigender Geschwindigkeit einsetzt. HOFMEISTER (1867) führte unrichtigerweise ähnliche Fälle auf vorübergehende Lähmung durch den Wundchock zurück (Kritik bei KELLER und HAUPTFLEISCH).

Es dürfte auch zahlreiche Fälle geben, wo Protoplasmaströmung auch nicht sekundär sich hervorrufen läßt. Schon HOFMEISTER (1867, S. 42) erwähnt Fälle von ausbleibender Strömung. Andere Fälle wurden von DE VRIES (1885), HAUPTFLEISCH (1892) u. a. angegeben. Daß junge Zellen im allgemeinen nichtströmendes Plasma enthalten, wurde schon vorher erwähnt.

Die „Reaktionszeit“ der Wundreizung scheint im allgemeinen 5 bis 20 Minuten zu betragen. Die Strömung kann tagelang fort dauern, kann aber in anderen Fällen schon nach einigen Stunden aufhören. Die von KELLER aufgestellte Behauptung, daß Strömung eine pathologische Erscheinung wäre, die namentlich in absterbenden Zellen auftritt, wurde von HAUPTFLEISCH (1892) und KRETSCHMAR (1903) bestritten. Es scheint überhaupt keine nähere Parallelität zwischen „Vitalitätszustand“ und Grad der Protoplasmaströmung zu bestehen, obwohl diese natürlich als vitale Erscheinung aufzufassen ist.

Wundreizung ist, wie KELLER (1890), HAUPTFLEISCH (1892), KRETSCHMAR (1903) u. a. nachgewiesen haben, eine wichtige Bedingung des Entstehens intensiver Plasmaströmung und daraus erklärt sich wohl das häufige Vorkommen von solcher in Schnitten.

Der Wundreiz verbreitet sich von der Wundstelle von Zelle zu Zelle mit einer gewissen Geschwindigkeit. Nach EWART (1903, S. 105) wird in Blättern von *Vallisneria* und *Helodea* der Reiz 0,5—2,0 Mm. pro Minute fortgeleitet. Besonders weit erstreckt sich der Einfluß einer Wunde, wenn das Parenchym der Leitbündel verwundet wurde. Im *Vallisneria*-Blatt geht übrigens die Fortleitung schneller in der Längsrichtung als in der Querrichtung (KRETSCHMAR 1903). Die Größe des Ausbreitungsbezirks richtet sich natürlich nach der Stärke des Reizes. Nach 1—2 Tagen wird die Rotation wieder eingestellt; in ganz abgeschnittenen Stücken kann solche jedoch noch nach 3—6 Tagen beobachtet werden.

Durch tiefgehende mechanische Eingriffe (Verletzung von Zellen, Druck, Stoß, elektrische Ströme usw.) kann auch eine vorübergehende Hemmung der Strömung eintreten (HOFMEISTER 1867, S. 50, HAUPTFLEISCH 1892, S. 217, HÖRMANN 1898, EWART 1903). Auch bei den Pilzhyphen wird die Strömung bei Verletzung und Druck gestört (TERNETZ 1900, SCHRÖTER 1905). Bei diesen Objekten wird keine anregende Wirkung von Verletzungen beobachtet.

Temperatur. Die Wirkung der Temperatur auf die Protoplasmaströmung folgt einer Optimumkurve mit dem Gipfelpunkt etwa

bei 36—38°. Nach Einwirkung maximaler Temperaturen tritt schnell der Tod ein¹⁾. Die Geschwindigkeitserhöhung mit steigender Temperatur folgt ähnlich wie die Strömung in den Plasmodien (S. 363), innerhalb gewisser Grenzen der VAN'T HOFF'schen Regel. VELTEN (1876; vgl. SCHÄFER 1898 und EWART 1903, S. 59) fand für *Vallisneria*-Blätter u. a. folgende Werte:

Temperatur:	10°	15°	20°	25°	30°
μ in d. Sek.:	1,2	2,0	2,6	3,2	4,2

Das Optimum lag hier bei 31°. Das Minimum, wo Kältestarre eintritt, liegt im allgemeinen etwas über oder unter dem Gefrierpunkt, bei *Cucurbita* nach SACHS (1864, S. 39) schon bei 10—11° (vgl. auch PFEFFER 1904, S. 765).

Nebst dieser allgemein beschleunigenden oder retardierenden Wirkung, die ja bei allen Lebensprozessen wiedergefunden wird, kann die Temperatur eine spezifische Reizwirkung ausüben, wenn sie plötzlich verändert wird. Ein schon in Bewegung befindliches Cytoplasma kann bei einem Temperatursprung vorübergehend gehemmt oder beschleunigt werden (KLEMM 1895, S. 640). Ferner kann ein ruhendes Plasma zur Strömung und ein strömendes zum Stillstand gebracht werden. In *Helodea*-Sprossen mit normal ruhendem Protoplasma wurde keine Veränderung bemerkt, wenn die Temperatur langsam von 15—35° erhöht oder von 35—15° gesenkt wurde (HAUPTFLEISCH 1892, S. 208). Plötzliche Sprünge von 10—20° riefen dagegen Rotation hervor. Nach JOSING (1901, S. 218) trat bei einem Sprung von 1—5° oder 3—20° eine vorübergehende totale Hemmung der Strömung ein bei *Vallisneria*-*Helodea*- und *Trianaea*-Wurzelhaaren. Nach 10—15 Minuten war die Strömung wieder normal. Auch in den Pilzhypen (*Mucor*, *Phycomyces*) ist ein Temperatursprung (z. B. von 19—26°) hinreichend, um Strömung hervorzubringen (SCHRÖTER 1905, S. 15). Zu hohe Temperatur erzeugt bei Pilzen Störungen, die sich in ruckweiser Strömung bemerkbar machen. Das Optimum liegt hier bei 26—28°, das Minimum schon bei 10—15°, das Maximum bei 55°.

Transpiration und osmotische Veränderungen. In den Pilzhypen erreicht nach SCHRÖTER (1905) die Strömung größere Werte erst, wenn einseitige Transpiration oder Wasserabgabe auf osmotischem Wege vorliegt. Die Bewegung geht hierbei von den feuchten zu den trockeneren Stellen (s. auch ARTHUR 1897). Auch in Kältestarre (+ 7°) befindliches Plasma beginnt beim Hinzufügen von 10% Rohrzucker zum Rand des Präparates zu strömen. Gleiches gilt von narkotisiertem Plasma.

Auch in den Zellen höherer Pflanzen wird die Strömung bei Plasmolyse beschleunigt (KELLER 1890, KOHL, EWART 1903, ÅKERMAN 1915, LAUTERBACH 1921). Nach ÅKERMAN (1915, S. 50) wird bei Plasmolyse saftreicher Zellen die Zahl der Plasmastränge sehr erhöht. Der ursprünglich im Wandbeleg vorhandene Kern kann binnen kurzem ins Centrum der Zelle verlagert werden. Eine Folge der reichlichen

¹⁾ Nach KLEBS, 1893, S. 259, hört die Plasmabewegung bei *Euglena* erst bei 45° auf, während die Metabolie bei 40° sistiert wird. Bei *Chara* liegt das Maximum bei 42,8° (VELTEN 1876), bei *Helodea* bei 42° (HAUPTFLEISCH 1892, S. 209), weitere Angaben bei EWART (1903, S. 59f.). Das Optimum kann durch Gewöhnung nach oben verschoben werden (KLEMM 1895; vgl. Seite 267).

Bildung von Strängen, in denen das Plasma vorwiegend centripetal strömt, ist eine bedeutende Ansammlung in der „Kerntasche“.

Bei den Schimmelpilzen gehört einseitige Wasserabgabe zu den normalen Lebensbedingungen, da diese Pflanzen auf feuchtem Substrat in die Luft wachsen. Bis zu welchem Grad diese Strömung gegen das trockenere Medium rein physikalisch bedingt ist, oder auf Reizwirkung beruht, ist nicht ausgemacht (SCHRÖTER 1905, S. 28).

Das Licht hat eine relativ unbedeutende Wirkung. Zu intensives Licht beschädigt ganz allgemein das Cytoplasma (vgl. S. 268) und bewirkt folglich auch Abänderung der Strömungsgeschwindigkeit. Im allgemeinen scheint der Desorganisation eine stimulierte Bewegung voranzugehen. Wechsel von Dunkelheit und Licht beschleunigt nach EWART (1903) bis zu einem gewissen Grad die Strömung. Nach JOSING (1901) ist die Intensität in diffusem Tageslicht wenig schwächer als in Dunkelheit (vgl. auch KRETSCHMAR 1903, S. 285). Nach NOTHMANN-ZUCKERKANDL (1915) nimmt die die Plasmaströmung erregende Wirkung mit der Wellenlänge des Lichts zu.

Bei Schimmelpilzen bewirkt Steigerung der Lichtintensität beschleunigte Strömung bis zu einem Maximum, über welches hinaus dieselbe in stoßweises Strömen verwandelt wird (SCHRÖTER 1905, S. 11). Starkes Sonnenlicht verursacht Kontraktion des Protoplasmas. Hierbei werden die Vakuolen deformiert und eventuell plattenförmig angeordnet (siehe Fig. 116, S. 269). Diese Veränderungen können aber rückgängig gemacht werden. Die Pilzhypphen scheinen in bezug auf Plasmaströmung überhaupt lichtempfindlicher als höhere Pflanzenzellen zu sein.

Letztere können dagegen, wie JOSING (1901) zeigte, in narkotisiertem Zustand bedeutend empfindlich für Lichtwirkung sein. Nach Narkotisieren mit $\frac{1}{4}$ —1 % Ätherwasser kommt das Protoplasma von *Vallisneria* im Dunkeln zur Ruhe, beginnt aber im Licht aufs neue zu strömen. Bei den Pilzhypphen wurde keine solche Empfindlichkeitsverschiebung konstatiert (SCHRÖTER 1905, S. 13).

Chemische Beeinflussung. Narkotisierung macht das Plasma von *Vallisneria* unempfindlicher gegen Temperatursprünge (JOSING 1901, S. 212). Auch Maxima und Minima werden auseinander geschoben. Bei *Vallisneria* hört die Strömung normal bei -1° nach 2 Minuten, im narkotisierten Zustand erst nach 33 Minuten auf. Ähnlich beim Maximum ($+45^{\circ}$).

Unter den chemischen Bedingungen interessiert vor allem Sauerstoff. Bei Mangel dieses Stoffes hört die Strömung vielfach auf (RITTER 1899, CLARK 1888, KÜHNE 1898, DEMOOR 1894, SAMASSA 1898, JOSING 1901, SCHRÖTER 1905, BIERBERG 1909)¹⁾. Wie lange es dauert, bis völliger Stillstand eintritt, ist aber bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden und hängt auch mit Nahrungs- und Temperaturverhältnissen zusammen. Sehr widerstandsfähig sind die Characeen, wo die Strömung sogar bis zu 19 Tagen anhalten kann (KÜHNE 1898, S. 30, RITTER 1899, S. 351, EWART 1897, FARMER 1896, EWART 1903, S. 42). Bei Versuchen mit Sauerstoffmangel soll beachtet werden, daß die Kohlensäure auch eine Giftwirkung ausüben kann (LOPRIORE 1895, SAMASSA 1898), die übrigen

¹⁾ Über die Methodik derartiger Untersuchungen siehe EWART 1903, S. 38ff., PFEFFER, 1904, S. 794 und die hier angegebene Literatur.

bei Narkotisierung gesteigert wird (JOSING 1901, S. 224). Auch in Mischung mit Sauerstoff (80% CO_2 + 20% O_2) ist die Kohlensäure schädlich. Bedingungswechsel ruft, wie die Temperatur (vgl. oben) vorübergehende Hemmung oder Beschleunigung der Strömung hervor (LOPIRORE 1895, S. 621, KÜHNE 1898, S. 36).

Viele andere chemische Bedingungen verändern die Strömung des Cytoplasmas. Ich verweise auf S. 274 und EWART 1903, PFEFFER 1904, BIERBERG 1907, ÅKERMAN 1915.

c) Ökologische Bedeutung der Cytoplasmaströmung. Das allgemeine Vorkommen der Protoplasmaströmung brachte DE VRIES (1885) u. a. auf den Gedanken, daß sie etwas mit dem Transport der Stoff-

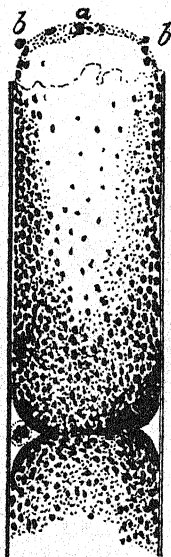


Fig. 194. Künstliche Aufnahme fester Körper (a, b) in das Cytoplasma von *Vaucheria germinata*. Nach PFEFFER 1890.

wechselprodukte zu tun hätte. Er stützte sich hierbei auf die Versuche GRAHAMS über die Diffusionsgeschwindigkeit, aus welchen hervorgeht, daß z. B. 1 mg Chlornatrium 319 Tage braucht, um aus einer 10prozentigen Lösung einen Meter in Wasser zu diffundieren (siehe DE VRIES 1885, S. 3). Eine Durchmischung kommt nun wohl auch durch Temperaturvariationen, Schwankungen im osmotischen Druck, der Gewebespannung (vgl. KRAUS 1885), mechanische Biegung durch Wind usw. zustande (siehe PFEFFER 1897, S. 602). Außerdem bringt wohl der Stoffwechsel Verschiebungen im Molekülbestand mit sich. Die gewöhnliche in Schnitten beobachtete Plasmaströmung dürfte deshalb kein durchgehend notwendiges Mittel zum Stofftransport sein.

Eine Ausnahme bilden möglicherweise gewisse Wasserpflanzen mit schlechtem Leitungssystem, vor allem *Nitella* und *Chara*, wo ja Rotation eine normale Erscheinung in den Internodialzellen ist (BIERBERG 1907). Meistens ist jedoch die intensive Protoplasmaströmung eine namentlich durch Verwundung ausgelöste Reizerscheinung, woraus man ersieht, daß sie für den normalen Stofftransport ohne Belang ist. Ob sie die Herbeischaffung von Material nach der Wundstelle begünstigt, ist nicht bekannt.

BIERBERG (1907) hat untersucht, um wieviel die Transportgeschwindigkeit für verschiedene Stoffe (Kalisalpeter, Lithiumkarbonat, Chlornatrium), die sich leicht spektrometrisch nachweisen lassen, durch Plasmaströmung beschleunigt wird, im Vergleich mit der Diffusionsgeschwindigkeit in ruhendem (narkotisiertem) Protoplasma. Bei *Helodea* und *Vallisneria* wurden die Stoffe etwas mehr als dreimal schneller durch einen Blattstreifen, der Strömung aufwies, befördert.

In speziellen Fällen funktionieren Protoplasmaströme zweifelsohne als Transportmittel. So z. B. in den Schimmelpilzhyphen, wo, wie S. 372 geschildert, das Wachstum mit der akropetalen Bewegung des Hyphenplasmas korreliert (das *Phycomyces*-Mycelium ist ja eine einzige verzweigte Zelle; über Plasmodiesmen bei anderen Pilzen siehe S. 139). Durch feine Zirkulationsströme geschieht nach STRASBURGER (1876, S. 417, 1880, S. 83, 1882) Transport von Mikrosomen an die Wand-

fläche eines *Vaucheria*-Schlauches, ferner an die sich anlegende Zellwand von *Spirogyra* oder in Wurzelhärchen der Characeen (s. auch ZACHARIAS 1890). Auch die als Ströme zu deutenden Polstrahlungen können möglicherweise als Transportbahnen gedeutet werden (S. 286). Übrigens gibt es ja keine strenge Grenze zwischen Zirkulationsströmung und solchen Umordnungen der Cytoplasmastruktur, die wir in Kap. V beschrieben.

d) Mechanik der Protoplasmaströmung. Diese ist weniger theoretisch ventiliert als die der amöboiden Bewegung. Mehrere Hypothesen sind jedoch hervorgetreten (vgl. BÜTSCHLI 1892, S. 173; EWART 1903, S. 108; PFEFFER 1904, S. 728; BIEDERMANN 1908, S. 109). Eine ältere Hypothese versucht die Bewegung aus abwechselnder Quellung und Entquellung der hypothetischen Protoplasmafilamenten oder „Inotagmen“ (vgl. S. 349) zu erklären (HOFMEISTER 1867, S. 63; ENGELMANN 1879, S. 374).

BRÜCKE (1862) und HEIDENHAIN (1897, 1907, S. 192) glaubten sogar an eine spezifische Kontraktilität eines bestehenden fibrillären Gerüstwerks (vgl. S. 255)¹. Elektrische Ursachen nahm VELTEN (1876) an (vgl. PFEFFER 1904, S. 729).

Mehr Anklang als diese auf der unrichtigen Annahme eines festen Plasmas bauenden Theorien hat die von BERTHOLD

(1886), BÜTSCHLI (1892), PFEFFER (1890, 1904), EWART (1903) geäußerte Ansicht gefunden, daß die Ursache der Protoplasmaströmung in gesetzmäßigen, rhythmischen Änderungen der Oberflächenspannung zu suchen ist. Nach BERTHOLD (1886, S. 116) wird die Strömung erzeugt durch Spannungsdifferenzen in der Grenzschicht zwischen Cytoplasma und Zellsaft, wo ja auch die Bewegung am schnellsten ist. Die Spannungsdifferenzen sollten durch Stoffwechselprozesse dauernd unterhalten werden. (EWART vermutet interzelluläre elektrische Ströme.) Auch wenn keine bekannten Tatsachen gegen diese Hypothese sprechen², sind doch positive Be-

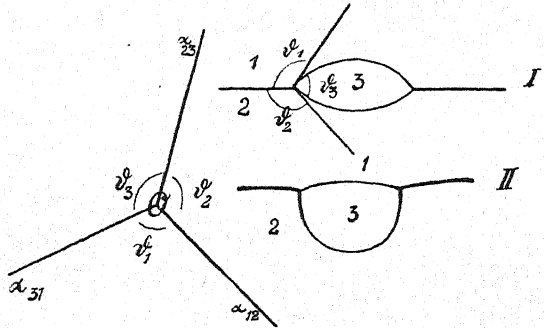


Fig. 195. Schemata zur Erläuterung der Mechanik der Ausbreitungserscheinungen. Die Winkel v_1, v_2, v_3 , welche die Berührungsflächen von drei Flüssigkeiten bilden, werden bestimmt durch das Verhältnis, in welchem die drei Grenzflächenspannungen zueinander stehen. In I und II sind zwei Fälle dargestellt, wo ein Tropfen 3 zwischen zwei andern Flüssigkeiten 1 und 2 plaziert wird. Je größer die Grenzflächenspannungen von 1 und 2 im Verhältnis zu 3 sind, um so flacher wird der Tropfen und breitet sich im Grenzfall zu einer dünnen Lamelle aus. Läßt man 2 das Cytoplasma, 1 den Zellsaft und 3 (im ausgebreiteten Zustand) die innere Hautschicht vorstellen, so würde sich Plasmabewegung einstellen, falls die Oberflächenspannung von 3 rhythmischen Schwankungen oder konstanten örtlichen Differenzen unterworfen ist.

Nach BERTHOLD 1886.

¹) „Kontraktilität der lebenden Substanz“ als Ursache u. a. der Bewegungsvorgänge nahm auch KÜHNE (1864) an. VERWORN (1915) neigt dazu, alle Bewegungsvorgänge des Protoplasmas auf Kontraktionserscheinungen zurückzuführen.

²) JOSTS Einwand (1913, S. 718), daß der Zellsaft nicht als „Stützpunkt“ dienen könne, weil er in gleicher Richtung wie das Protoplasma strömt, finde ich nicht stichhaltig (vgl. PFEFFER 1904, S. 727).

lege abzuwarten. Jedenfalls dürfte Strömung auch auf andere Weise zustande kommen können, denn Fälle von Strömung ohne Saft Raum sind bekannt. Ich möchte hier nur auf eine von SCHAUDINN (1895) untersuchte Foraminifere *Calcituba polymorpha* hinweisen (vgl. BIEDERMANN 1908, S. 143), wo das die Kammern vollständig erfüllende Protoplasma als Ganzes rotiert. Hier gibt es auch alle Übergänge zwischen Rotation ohne und mit Saft Raum. Ich gehe nicht näher auf die weiteren physikalischen Theorien BÜTSCHLI'S u. a. über die Protoplasmaströmung ein, weil sie nichts sicheres darzubieten scheinen, sondern verweise auf die oben erwähnten zusammenfassenden Darstellungen.

Soviel scheint heute sicher zu sein, daß eine Theorie der Protoplasmaströmung, die nicht auf der Tatsache der vorwiegend flüssigen Konsistenz des Protoplasmas fußt, wenig Aussicht auf Erfolg hat. Ältere Forscher wie BRÜCKE, NÄGELI und SCHWENDENER (1877) u. a. unterschieden zwischen der Strömung an sich und der langsamen Konfigurationsänderung des Plasmas (Bildung und Veränderung der Fäden und Balken usw.), die sie als eine Art Kriechbewegung auffassen wollten.

Wie wir schon bei Besprechung der amöboiden Bewegungen bemerkt haben, hängen Pseudopodiumbildung und innere Strömung häufig aufs engste zusammen. Sicher kommt aber auch Strömung ohne Formveränderung vor und die Ursachen beider Vorgänge brauchen ja nicht dieselben zu sein. Doch deutet namentlich der nahe Zusammenhang zwischen der Bildung der Protoplasmafalten und -Fäden (S. 366) und dem Beginn der Zirkulationsströmung darauf hin, daß mit der Strömung solche Änderungen der Oberflächenspannung verbunden sind, die gern zu „Pseudopodien“-Bildung leiten.

Auch bei der Rotationsströmung kommen ja bemerkenswerte Konfigurationsänderungen vor, z. B. in den Characeen (S. 370), die z. T. wohl auf anomogener Oberflächenspannung, z. T. auf anomogenen Konsistenzänderungen beruhen. Die Erfahrungen über abnorme Vorgänge (Kap. IV) lehren ja, daß partielle Koagulierung usw. zu den weitgehendsten Änderungen der Konfiguration führen kann (z. B. nach Säurewirkung).

Mit der Rotation scheint sonst die physikalische Einheitlichkeit des Protoplasten einigermaßen wiederhergestellt zu sein, und man kann sich wohl die Rotation wie ein endloses Umherlaufen einer Amöbe etwa vom *limax*-Typus vorstellen, während die Zirkulation mehr an das Verhalten der Amöben vom *proteus*-Typus und der Plasmodien erinnert. Das bei dem Umherlaufen des Protoplasmas in der Zelle in der Regel der längste Weg, der die geringsten Widerstände bietet, eingeschlagen wird (VELTEN 1873), überrascht nicht (über die Energetik der Protoplasmaströmung, siehe EWART 1903).

Wie die kausalen Ursachen der Bewegungen der verschiedenen Amöben und Plasmodien sowie der in diesen beobachteten Strömungen, wahrscheinlich nicht überall dieselben sind, so dürfte wohl auch in behäuteten Zellen die Mechanik der Plasmaströmung Verschiedenheiten aufweisen. Die Pulsation in den Pilzhypen erinnert z. B. tatsächlich recht wenig an Zirkulation oder Rotation in anderen Zellen und veranlaßte ja auch zu besonderen Erklärungsversuchen.

Literatur zu Abschnitt I, Kapitel I bis X.

- AMELUNG, 1893, *Flora*, 77, S. 176. — ANDREWS, 1903, *Jahrb. wissensch. Bot.*, 38, S. 1. — Derselbe, 1915, *Ebenda*, 56 (PFEFFER-Festschrift), S. 221. — ACQUA, 1891, *Malp.*, 5.
- BALLY, 1912, *Jahrb. wissensch. Bot.*, 50, S. 95. — DE BARY, 1877, *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane*, Leipzig. In HOFMEISTERS Handbuch. — Derselbe, 1879, *Bot. Ztg.* 37, S. 761. — BARANETZKY, 1901, *Flora*, 89, S. 138. — BAUR, 1909, *Ber. D. Bot. Ges.*, 27, S. 603. — Derselbe, 1910, *Biolog. Centralbl.*, 36, S. 497. — BEAUVERIE, 1898, *Soc. Linn. Lyon*, 44, S. 57. — BEER and ARBER, 1915, *Ann. of Bot.*, 29, S. 597. — BERTHOLD, 1886, *Protoplasma-mechanik*, Leipzig. — Derselbe, 1898, *Untersuchungen zur physiologischen Organisation*, Leipzig, I. — Derselbe, 1904, *Untersuchungen zur physiologischen Organisation*, Leipzig, II. — BERTRAND, 1884, *C. R. Acad. sci. Paris*, 98, S. 48. — BITTER, 1899, *Ber. D. Bot. Ges.*, 17, S. 255. — BOIRIVANT, 1897, *Ann. Sci. nat. Bot. Sér. VIII*, 7, S. 364. — BONNIER, 1895, *Rev. gén. Bot.*, 7, S. 241. — BORCI, 1886, *Malp.*, 1. — BOVERI, Marcella 1903, *Jenaische Zeitschr. f. Nat.*, 7, S. 401. — BOWER, 1883, *Quarterly Journ. of microsc. Soc.*, 23, S. 153. — BRAUN, 1849, *Betrachtungen üb. d. Erscheinung der Verjüngung in der Natur*, Leipzig. — BREFELD, 1877, *Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze*, Leipzig, Heft 2. — Derselbe, 1884, *Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet d. Mycologie*, Heft 6. — BRENNER, 1900, *Flora*, 87, S. 387. — BRONN, 1858, *Morphol. Studien üb. d. Gestaltungsgesetze d. Naturk. usw.*, Leipzig. — BROWN and ESCOMBE, 1900, *Philos. transactions of the r. Soc., London Sér. B.*, 192, S. 225. — BRUCK, 1908, *Zeitschr. f. allg. Phys.*, 7, S. 505. — BRÜCKE, 1861, *Sitzb. Akad. Wien, math.-nat. Kl.*, 44, Abt. II, S. 381. — BUTSCHLI, 1902, *Arch. f. Protistenkunde*, 1, S. 42.
- CHODAT et BOUBIER, 1898, *Journ. de Bot.*, 12, S. 118. — CIENKOWSKI, 1863, *Jahrb. wissensch. Bot.*, 3, S. 400. — CHESIELSKY, 1872, *Beitr. zur Biol. d. Pfl.*, 1, S. 1. — CLAUSSEN, 1908, *Ber. D. Bot. Ges.*, 26, S. 144. — Derselbe, 1912, *Zeitschr. f. Bot.*, 4, S. 1. — CONKLIN, 1912, *Journ. of experim. Zoology*, 12, S. 1. — CORRENS, 1901, *Bastarde zwischen Maisrassen usw.*, *Bibl. bot.*, H. 53. — COULTER, 1889, *Bot. Gaz.*, 14, S. 82. — COUPIN, 1909—1910, *Rev. gén. Bot.*, 21, S. 43. — CRAMER, 1857, *Pflanzenphysiologische Untersuchungen* (NÄGELI u. CRAMER), Heft 4. — CRÜGER, 1855, *Bot. Ztg.* 13, S. 601.
- DACHNOWSKI, 1907, *Jahrb. wissensch. Bot.*, 44, S. 254. — DANGEARD, 1896—1897, *Le Botaniste*, 5, S. 245. — DARWIN, 1876, *Das Variieren der Tiere und Pflanzen*, Deutsche Übers. von CARUS, Stuttgart, T. 2. — DELF, 1911, *Ann. of Bot.*, 25, S. 485. — DEMOOR, 1894, *Arch. de Biologie*, 13. — DOFLEIN, 1900—1901, *Zellen- und Protoplasma-studien*, Jena. — DOPOSCHEG-UHLAR, 1911, *Flora*, 102, S. 24. — DRIESCH, 1894, *Analytische Theorie der organischen Entwicklung*, Leipzig.
- EBERHARD, 1900, *Dissertation*, Göttingen. — EDWARDS, MILNE, 1857, *Leçons sur la physiol. et l'anatomie comparé etc.*, Tome I, Paris. — ERRERA, 1886a, *Ber. D. Bot. Ges.*, 4, S. 441. — Derselbe, 1886b, *Bot. Centrbl.*, 34, S. 395. — EWART, 1898, *Bot. Centrbl.*, 75, S. 533.
- FARMER and DIGBY, 1907, *Ann. of Bot.*, 21, S. 161. — FARMER, MOORE and DIGBY, 1903, *Proceed. of the roy. Soc., London*, 71, S. 453. — FITTING, 1900, *Bot. Ztg.* 58, S. 107. — Derselbe, 1907, *Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen*, Wiesbaden. — FISCHER, ALFRED, 1886, *Ber. d. Sächs. Akad. d. Wiss.*, S. 35. — Derselbe, 1899, *Die Siebröhren der Cucurbitaceen*, Berlin. — Derselbe, 1903,

- Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl., Jena. — Derselbe, 1905, Bot. Ztg. **63**, S. 51. — FRANK, 1880, Die Krankheiten der Pflanzen, 2. Aufl., Bd. I. — Derselbe, 1904, Bot. Ztg. **62**, S. 1.
- GATES, 1909, Arch. f. Zellforschung, **3**. — Derselbe, 1913, Biolog. Centrbl., **33**, S. 92. — GARDINER, 1883, Philos. trans. roy. Soc., London, P. III, S. 817. — Derselbe, 1884, Arbeiten des bot. Inst., Würzburg, **3**, S. 69. — Derselbe, 1898, Proc. roy. Soc., London, **62**, S. 101. — GAUCHERY, 1899, Ann. Sci. nat. Bot., **9**, S. 61. — GENTNER, 1909, Flora, **99**, S. 289. — GEYLER, 1866, Jahrb. wissensch. Bot., **4**, S. 479. — GERASSIMOFF, 1892, Hedwigia, **44**, S. 50. — Derselbe, 1900, Lage und Funktion des Zellkerns, Bull. de nat. de Moscou, S. 220. — Derselbe, 1901, Bull. Soc. imper. natur. de Moscou, S. 198. — Derselbe, 1902, Zeitschr. f. allg. Physiologie, **1**, S. 220. — Derselbe, 1904, Zur Physiologie der Zelle, Bull. de la Soc. Imp. d. Naturalistes, Moscou, Nr. 1. — GIESENHAGEN, 1905, Studien über Zellteilung im Pflanzenreich, Stuttgart. — Derselbe, 1909, Flora, **99**, S. 355. — GOEBEL, 1884, Sammlung gemeinverständl. wissensch. Vorträge von VIRCHOW und HOLZENDORFF, **2**. — Derselbe, 1893, Flora, **77**. — Derselbe, 1913, Organographie, 2. Aufl., Jena, Bd. I. — GREGORY, 1911, Proc. of the Cambridge Philos. Soc., **15**, III. — Derselbe, 1915, Proc. of the roy. Soc., London, **87**, S. 484. — GRIFFON, 1899, Ann. Sci. nat. Bot., Sér. 8, **10**, S. 1. — GRUBER, 1912, Archiv f. Protistenkunde, **25**, S. 316.
- HABERLANDT, 1879, Entwicklungsgeschichte d. mech. Gewebesystems, Leipzig. — Derselbe, 1886, Ber. D. Bot. Ges., **4**, S. 218. — Derselbe, 1887, Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns, Jena. — Derselbe, 1890, Das reizleitende Gewebesystem der Sippflanze, Leipzig. — Derselbe, 1902, Sitzb. Akad. Wien, math.-naturw. Kl., **111**, Abt. I, S. 69. — Derselbe, 1906, Sinnesorgane im Pflanzenreich, 2. Aufl., Leipzig. — Derselbe, 1913, Sitzb. Akad. Berlin, **16**, S. 318. — Derselbe, 1918, Physiologische Pflanzenanatomie, 5. Aufl., Leipzig. — Derselbe, 1919a, Sitzb. Akad. Berlin, **99**, S. 721. — Derselbe, 1919b, Ebenda, **20**, S. 322. — HAECKEL, 1866, Generelle Morphologie, Bd. II, Berlin. — HAMMERLE, 1898, Dissertation, Göttingen. — HANNIG, 1911, Flora, **102**, S. 209. — HANSEN, 1893, Mitteil. d. zoolog. Station, Neapel, **11**, S. 255. — HANSTEIN, 1868, Bot. Ztg. **26**, S. 697. — Derselbe, 1880, Biologie des Protoplasmas, Bot. Abh., **4**, H. 2. — HARPER, 1902, Carnegie Institution, Publication, Nr. 37. — HARTIG, 1892, Forstl.-Naturwiss. Zeitschr., **1**, S. 209. — Derselbe, 1896, Ebenda, **5**, S. 1. — HEIDENHAIN, 1907, Plasma und Zelle, Bd. I, Jena. — HEINE, 1885, Ber. D. Bot. Ges., **3**, S. 189. — HERIBAUD, 1894, C. R. Acad. Sci., Paris, **118**, S. 82. — HERING, 1896, Jahrb. wissensch. Bot., **29**, S. 142. — HERSE, 1908, Landwirtsch. Jahrb., **37**, Erg.-Bd. IV, S. 71. — HERTWIG, R., 1902, Arch. f. Protistenkunde, **1**. — HERTWIG, O., 1909, Allgemeine Biologie, 3. Aufl., Jena. — HICK, 1885, Journ. of Bot., S. 97 u. 354. — Derselbe, 1884, 1885, Nature, **30**, S. 216, **31**, S. 459. — HILL, 1901, Proc. of the roy. Soc., **47**, S. 437. — Derselbe, 1908, Ann. of Bot., **22**, S. 245. — HOFER, 1889, Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, **17**. — HOFMEISTER, 1863, Jahrb. wissensch. Bot., **3**, S. 272. — Derselbe, 1867, Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig. — Derselbe, 1868, Allgemeine Morphologie, Leipzig. — HOTTES, 1901, Über den Einfluß von Druckwirkung auf die Wurzel von *Vicia faba*, Dissertation, Bonn.
- IKENO, 1898, Jahrb. wissensch. Bot., **32**, S. 562.
- JANSE, 1889, Jahrb. wissensch. Bot., **21**, S. 163. — JENNINGS, 1910, Das Verhalten der niederen Organismen, Deutsche Übersetz., Stuttgart. — JENSEN, 1896, Arch. f. d. ges. Physiologie (PFLÜGER), **62**. — JONSSON, 1892, Ber. D. Bot. Ges., **10**, S. 494. — JOST, 1901, Bot. Ztg. **59**, S. 8. — Derselbe, 1906, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Jena. — Derselbe, 1913, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., Jena.
- KALLEN, 1882, Flora, **65**, S. 65. — KARSTEN, 1898, Wissensch. Meeresuntersuchungen, **3**, S. 13. — KEEBLE, 1912, Journ. of genetics, **2** Nr. 2. — KEUTEN, 1895, Zeitschr. f. wissensch. Zool., **60**. — KIENITZ-GERLOFF, 1891, Bot. Ztg. **49**, S. 1. — Derselbe, 1900, Ber. D. Bot. Ges., **18**, S. 397. — Derselbe, 1902, Ebenda, **20**, S. 93. — KLEBS, 1884, Bot. Ztg. Nr. 28. — Derselbe, 1886, Tagebl. d. Vers. d. Naturforscher u. Ärzte, Berlin. — Derselbe, 1888, Unters. aus d. bot. Institut, Tübingen, **2**. — Derselbe, 1890, Flora, **73**, S. 351. — Derselbe, 1896, Die Bedingungen der Fortpflanzung einiger Algen und Pilze, Jena. — Derselbe, 1906, Abhandl. d. naturforsch. Gesellsch., Halle, **25**, S. 105. —

- KLIENEBERGER, 1918, Beih. Bot. Centrbl., **35**, Abt. I, S. 226. — KNIEP, 1913, Zeitschr. f. Bot., **5**, S. 593. — Derselbe, 1915, Ebenda, **7**, S. 369. — Derselbe, 1917, Ebenda, **9**, S. 81. — KNOLL, 1910, Jahrb. wissensch. Bot., **48**. — KNY, 1886, Ber. D. Bot. Ges., **4**, S. 275. — Derselbe, 1896, Bot. Centrbl., **73**, S. 426. — Derselbe, 1897, Ber. D. Bot. Ges., **15**, S. 388. — KOHL, 1891, Ber. D. Bot. Ges., **9**, S. 16. — Derselbe, 1897a, Bot. Centrbl., **72**, S. 26. — Derselbe, 1897b, Ebenda, **15**, S. 263. — Derselbe, 1900, Ebenda, **18**, S. 368. — Derselbe, 1902, Ebenda, **20**, S. 93. — KÖRNICKE, 1901, Sitzb. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde, Bonn. — KRABBE, 1884, Abhandl. d. Akademie d. Wissenschaften, Berlin, S. 21. — KRAUS, 1867, Bot. Ztg. **25**, S. 133. — KUHLA, 1900, Bot. Ztg. **58**, S. 33. — KURSSANOW, 1910, Zeitschr. f. Bot., **2**, S. 81. — KUSANO, 1907, Centrbl. f. Bakt., **II**, **19**, S. 538. — KÜSTER, 1903, Pathologische Pflanzenanatomie, Jena. — Derselbe, 1904, Zeitschr. f. allg. Physiologie, **3**, S. 221. — Derselbe, 1907, Flora, **97**. — Derselbe, 1909, Ber. D. Bot. Ges., **27**, S. 589. — Derselbe, 1910a, Zeitschr. f. Bot., **2**, S. 81. — Derselbe, 1910b, Arch. f. Entwicklungsmechanik, **30**, S. 351. — Derselbe, 1913, Zonenbildung in kolloidalen Medien, Jena. — Derselbe, 1916, Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., Jena.
- LANGE, 1891, Flora, **74**, S. 396. — LAUBERT, 1897, Dissertation, Göttingen. — LAUTERBORN, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, **49**. — LESAGE, 1890, Rev. gén. Bot., **2**, S. 54. — LINDAU, 1899, SCHWENDENER-Festschrift, S. 19. — LINDEMUTH, 1904, Ber. D. Bot. Ges., **22**, S. 171. — LINSBAUER, 1915, Denkschr. Akad. Wien, math.-nat. Kl., **93**, S. 107. — Derselbe, 1916, Biolog. Centrbl., **36**, S. 117. — LIPPOLD, Aus der Pflanzenwelt Unterfrankens, **III**. — LIVINGSTON, 1905, Bull. Torr. Bot. Cl., **32**. — Derselbe, 1906, Bot. Gaz., **39**, S. 297. — LÖHR, 1908, Dissertation, Bonn. — LUNDEGÅRDH, 1912a, Jahrb. wissensch. Bot., **51**, S. 236. — Derselbe, 1912b, COHNS Beitr. z. Biologie d. Pfl., **11**, S. 373. — Derselbe, 1914a, Svensk botanisk tidskrift, **8**, S. 161. — Derselbe, 1914b, Grundzüge einer chemisch-physikalischen Theorie des Lebens, Jena. — Derselbe, 1916, Sv. Vet. Ak. Handl., **56**, Nr. 3. — Derselbe, 1918, Lunds Universitets Arsskrift, N. F., Afdeln. 2, **14**, Nr. 27. — Derselbe, 1919, Botaniska Notiser, S. 1, Lund.
- MAGNUS, P., 1893, Ber. D. Bot. Ges., **11**, S. 538. — Derselbe, 1897, Ann. of Bot., **41**, S. 87. — Derselbe, 1901, Ber. D. Bot. Ges., **19**, S. (145). — MAGNUS, W., 1913, Ebenda, **31**, S. 290. — MC. ALLUM, 1895, The quarterly Journal of microsc. Science, **38**, S. 175. — MC. NICOL, 1901, Ann. of Bot., **15**, S. 359. — MARCHAL, Ed. et EM., 1909, Bull. Acad. belg. Cl. de Sci., S. 1249. — Derselbe, 1911, Ebenda, S. 750. — MASSEE, 1884, Journ. of the roy. microsc. society, Sér. II, **4**, S. 198. — MATHUSE, 1905, Dissertation, Halle. — MATTHAEI, 1912, Dissertation, Würzburg. — MAULE, 1895, Bibliotheca botanica, Heft 33. — MEYER, A., 1896a, Ber. D. Bot. Ges., **14**, S. 280. — Derselbe, 1896b, Bot. Ztg. **54**, S. 187. — Derselbe, 1899, Flora, **86**, S. 456. — Derselbe, 1902, Bot. Ztg. **60**, S. 139. — Derselbe, 1920, Morphologische und physiologische Analyse der Zelle, Jena. — MEYER und SCHMIDT, E. W., 1910, Flora, **100**, S. 317. — MIEHE, 1901, Flora, **91**, S. 127. — Derselbe, 1905, Ber. D. Bot. Ges., **23**, S. 257. — MIGULA, 1888, Über den Einfluß stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. — MOGK, 1914, Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen, **38**, S. 638. — MOHL, 1851, Vegetabilische Zelle, Braunschweig. — MOLISCH, 1901, Milchsaff und Schleimsaff der Pflanzen, Jena. — MOORE, Bot. Gaz., **32**, S. 309. — Derselbe, 1885, Linn. Soc. Journ. of Bot., **21**, S. 602. — MÜLLER, H., 1906, Bot. Ztg. **64**, S. 68. — Derselbe, N. J. C., 1872, Botanische Untersuchungen, **1**, S. 51. — MÜCKE, 1908, Ber. D. Bot. Ges., **26a**, S. 367.
- NÄGELI, 1856, Monatsschr. d. wissensch. Vereins Zürich. — Derselbe, 1879, Theorie der Gärung. — Derselbe, 1884, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, München u. Leipzig. — NAWASCHIN, 1899, Flora, **86**, S. 408. — NEEFF, 1914, Zeitschr. f. Bot., **6**, S. 465. — NEMEC, 1901, Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen, Jena. — Derselbe, 1904, Sitzb. böhm. Ges. d. Wissensch. Prag. — Derselbe, 1905, Studien über Regeneration, Berlin. — Derselbe, 1910, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere cytologische Fragen, Berlin. — Derselbe, 1911a, Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, **21**, S. 1. — Derselbe, 1911b, Bull. internat. de l'acad. des Sci. de Bohême, 27. juin. — NIRENSTEIN, 1920, PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol., **179**.

- NOLL, 1888, Naturwissensch. Rundschau Nr. 24. — Derselbe, 1897, Sitzb. niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde, Bonn, 14. Juni, S. 124. — Derselbe, 1905, Ebenda, S. 1, S. 54.
- OLIVER, 1887, Ber. D. Bot. Ges., 5. — OLIVIER, 1885, C. R. Acad. Sci., Paris, 100, Nr. 18. — OLTSMANN, 1904—1905, Morphologie und Biologie der Algen, Jena.
- PÁAL, 1918, Jahrb. wissensch. Bot., 58, S. 406. — PALLA, 1890, Flora, 73, S. 314. — Derselbe, 1906, Ber. D. Bot. Ges., 24, S. 408. — PASCHER, 1918, Ebenda, 36, S. (369). — PAULMANN, 1915, Flora, 107, S. 227. — PENTIMALLI, 1909, Arch. f. Entwicklungsmechanik, 34, S. 450. — PETHYBRIDGE, 1899, Dissertation, Göttingen. — PFEFFER, 1871, Arbeiten aus dem botan. Inst., Würzburg, 1. — Derselbe, 1885, Untersuchungen aus dem bot. Inst., Tübingen, 1, S. 483. — Derselbe, 1890, Zur Kenntnis von Plasmahaut und Vakuolen, Leipzig. — Derselbe, 1893, Druck- und Arbeitsleistung, Leipzig. — Derselbe, 1897—1904, Pflanzenphysiologie, Leipzig. — PFEIFFER, 1912, Bot. Gaz., 53, S. 436. — PICK, 1882, Bot. Centrbl., 11, S. 400. — PIROTTA und BUSCALIONI, 1898, Annuario d. R. ist. bot. Roma, 7, S. 237. — PLATEAU, 1873, Statique des liquides. — POIRAUT, 1893, Ann. Sci. nat. Botanique, VII. Sér., 18, S. 113. — POTTS, 1891, Flora, 91, S. 281. — PRANKHERD, Ann. of Bot., 29, S. 599. — PREIN, 1908, Über den Einfluß mechanischer Hemmung auf die histologische Entwicklung der Wurzel, Dissertation. — PRILLIEUX, 1877, Ann. Inst. nat. agron., 2, S. 39. — PRINGSHEIM, 1854, Unters. üb. d. Bau u. d. Bildung d. Pflanzenzelle, Berlin. — Derselbe, 1873, Sphacelariaceenreihe. — PROWAZEK, 1901, Biolog. Centrbl., 21, S. 87.
- RACIBORSKI, 1896, Flora, 82, S. 113. — RAUBER, 1883, Morphologische Jahrb., S. — REINHARDT, 1892, Jahrb. wissensch. Bot., 23, S. 557. — REINKE, 1878, Nova Acta Leop. Akad., 50, S. 59. — RITTER, 1911, Zeitschr. f. Bot., 3, S. 1. — ROTHERT, 1900, Bot. Ztg. S. 75. — Derselbe, 1913, Artikel Gewebe in Handwörterb. d. Naturwissensch., 4, S. 1144. — ROUX, 1883, Die Bedeutung der Kernteilungsfiguren, Leipzig. — Derselbe, 1912, Terminologie der Entwicklungsmechanik, Leipzig. — RUHLAND, 1901, Bot. Ztg. 59, S. 187. — Derselbe, 1904, Jahrb. wissensch. Bot., 39, S. 135. — RUMPF, 1904, Dissertation, Marburg. — RUSSOW, 1872, Mém. de l'acad., Pétersbourg, 19. — Derselbe, 1881, Sitzb. Naturforsch. Ges. Dorpat. — Derselbe, 1883, Ebenda.
- SACHS, 1868, Lehrbuch der Botanik, Leipzig. — Derselbe, 1878—1879, Arbeiten aus dem botan. Inst., Würzburg, 2, S. 46, 185. — Derselbe, 1882, Ebenda, S. 452, 689. — Derselbe, 1887, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. — Derselbe, 1893, Flora, 77, S. 71. — Derselbe, 1895, Physiologische Notizen. — SAMUELS, 1913, C. R. Acad., Paris, 156, S. 1275. — SANIO, 1863, Bot. Ztg. 21, S. 113. — Derselbe, 1868, Jahrb. wissensch. Bot., 8, S. 401. — SCHAUDINN, 1895, Sitzb. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin, S. 179. — SCHILLER, 1917, Sitzb. Akad. Wien, math.-nat. Kl., 116, Abt. I. — SCHIMPER, 1885, Jahrb. wissensch. Bot., 16, S. 230. — Derselbe, 1898, Pflanzengeographie, Jena. — SCHINDT, 1882, Bot. Ztg. 40. — SCHMIDT, 1917, Bau und Funktion der Siebröhre der Angiospermen, Jena. — SCHMITZ, 1879, Sitzb. niederrh. Ges., Bonn, 4. Aug., S. 159. — Derselbe, 1880, Mitteil. aus d. zool. Station, Neapel, S. 67. — Derselbe, 1882, Die Chromatophoren der Algen, Bonn. — Derselbe, 1883, Sitzb. Akad. Berlin, S. 219. — SCHNEGG, 1902, Flora, 90, S. 161. — SCHOBER, 1886, Dissertation, Breslau. — SCHRAMMEN, 1902, Dissertation, Bonn. — SCHWARZ, 1882, Untersuchungen aus dem botan. Inst., Tübingen, 1, S. 135. — SCHWEIDLER, 1910, Jahrb. wissensch. Bot., 48, S. 551. — SCHWENDENER, 1874, Das mechanische Prinzip im anatom. Bau d. Monocotylen, Leipzig. — SENN, 1908, Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren, Leipzig. — Derselbe, 1917, Verh. d. naturf. Ges., Basel, 28, T. 2, S. 104. — SIERP, 1914, Jahrb. wissensch. Bot., 53, S. 55. — SIMON, 1908a, Ber. D. Bot. Ges., 26, S. 364. — Derselbe, 1908b, Jahrb. wissensch. Bot., 45, S. 351. — SMOLAK, 1904, Bull. internat. de l'Acad. d. Sci., Bohême, 9, S. 1. — SOLEREDER, 1904, Centrbl. Bakt., II, 12, S. 253. — SORAUER, 1909, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 2. Aufl., Berlin. — SPENCER, 1876, Principles of Biology. — STAHL, 1880, Bot. Ztg. 35, S. 868. — Derselbe, 1885, Ber. D. Bot. Ges., 3, S. 334. — Derselbe, 1896, Annales du Jardin botan. Buitenzorg, 13, 2, S. 137. — STOLC, 1910, Arch. f. Entwicklungsmechanik, 29, S. 152. — STOLL, 1874, Bot. Ztg. 32, S. 737. — STRASBURGER, 1880, Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., Jena. — Derselbe, 1882, Bau und

- Wachstum der Zellhäute, Jena. — Derselbe, 1891, Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen, Jena. — Derselbe, 1893, Histolog. Beiträge, Heft V, Jena. — Derselbe, 1897, Jahrb. wissensch. Bot., **30**, S. 359. — Derselbe, 1901, Ebenda, **36**, S. 493. — Derselbe, 1907, Progr. rei bot., **1**, S. 1. — Derselbe, 1909, Ber. D. Bot. Ges., **27**, S. 511.
- TANGL, 1880, Jahrb. wissensch. Bot., **12**, S. 170. — Derselbe, 1884, Sitzb. Akad. Wien, math.-nat. Kl., **I**, **90**, S. 34. — Derselbe, 1885, Ebenda, **93**, S. 72. — TERNETZ, 1900, Jahrb. wissensch. Bot., **35**, S. 279. — TERLETZKI, 1884a, Ber. D. Bot. Ges., **2**, S. 169. — Derselbe, 1884b, Jahrb. wissensch. Bot., **15**, S. 452. — TISCHLER, 1901, Ber. D. Bot. Ges., **19**, S. (95). — Derselbe, 1906, Ebenda, **24**, S. 87. — Derselbe, 1908, Arch. f. Zellforschung, **1**. — Derselbe, 1911, Flora, **104**, S. 33. — TISON, 1900, Thèse, Lyon. — Derselbe, 1904, Bull. Soc. Linn. d. Normandie, Sér. IV, **8**. — TOWNSEND, 1897, Jahrb. wissensch. Bot., **30**, S. 484. — TREUB, 1882a, Arch. néerland. **15**. — Derselbe, 1882b, Ann. jard. botan. Buitenzorg., **3**. — TRÖNDLE, 1907, Bot. Ztg. **65**. — TROW, 1895, Ann. Bot., **9**, S. 609. — Derselbe, 1899, Ebenda, **13**, S. 130. — Derselbe, 1904, Ebenda, **18**, S. 541.
- VÖCHTING, 1878, Organbildung im Pflanzenreich, Bd. I, Bonn. — Derselbe, 1892, Über Transplantation am Pflanzenkörper, Tübingen. — Derselbe, 1901, Jahrb. wissensch. Bot., **34**, S. 1. — Derselbe, 1908, Untersuch. zur experiment. Anatomie und Pathologie der Pflanzenkörper, Bd. I, Tübingen. — DE VRIES, 1891, Jahrb. wissensch. Bot., **22**, S. 45.
- WAGER and PENISTON, 1910, Ann. of Botany, **24**, S. 45. — WAHRlich, 1892, Zur Anatomie der Zelle bei Pilzen u. Fadenalgen, St. Pétersbourg. — WAKKER, 1898, Jahrb. wissensch. Bot., **32**, S. 71. — WEIS, 1885, Sitzb. Akad. Wien, math.-nat. Kl., **91**, Abt. I. — WHITMAN, 1893, Woods Hall Biolog. Lectures. — DE WILDEMAN, 1893, L'attache des cloisons cellulaires, Bruxelles. — WIEDERSHEIM, 1903, Jahrb. wissensch. Bot., **38**, S. 41. — WIESNER, 1886, Sitzber. Akad. Wien, **103**, I. — WILLE, 1885, Sv. Vet. Ak. Handl., **21**, Nr. 12. — WILSON, 1906, The cell in development and inheritance, New York. — WINKLER, 1906, Ann. du Jard. bot. Buitenzorg., II. Sér., **5**, S. 269. — Derselbe, 1907, Ber. D. Bot. Ges., **25**, S. 568. — Derselbe, 1908, Ebenda, **26a**, S. 525. — Derselbe, 1909, Zeitschr. f. Bot., **1**, S. 315. — Derselbe, 1912, Untersuchungen über Pfropfbastarde, I, Jena. — Derselbe, 1913, Sitzb. phys.-med. Ges., Würzburg. — Derselbe, 1915, Handwörterb. d. Naturwissensch., **10**, S. 26. — Derselbe, 1916, Zeitschr. f. Bot., **8**, S. 417. — WISSELINGH, 1908, Beih. Bot. Centrbl., **23** u. **24**, Abt. I. — Derselbe, 1909, Ebenda, **26**, S. 183. — Derselbe, 1920, Zeitschr. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre, **22**, S. 65. — WORONIN, 1878, Jahrb. wissensch. Bot., **11**, S. 562. — WORTMANN, 1889, Bot. Ztg. **47**, S. 283. — WÓYCICKI, 1909, Bull. Acad., Cracovie, S. 508.
- ZACHARIAS, 1891, Flora, **74**, S. 475. — Derselbe, 1909, Progr. rei bot., **3**, S. 238. — ZIMMERMANN, 1883, Beih. Bot. Centrbl., **3**, S. 328. — Derselbe, 1890, Beiträge zur Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle, Tübingen.

Literatur zu Abschnitt I, Kapitel XI (S. 185—224).

- ABDERHALDEN, 1914, Lehrbuch der Physiologischen Chemie, Berlin u. Wien. — ÅKERMAN und JOHANSSON, 1918, Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, **5**, S. 349. — ALTMANN, 1890, Die Elementarorganismen. — AMAR, 1902, Ann. Sci. nat. Bot., **19**, S. 195. — AMBRONN, 1891, Verh. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Leipzig, math.-naturwiss. Kl., **43**, S. 28.
- BACHMANN, 1912, Zeitschr. f. anorgan. Chemie, **73**, S. 125. — BAYLISS, 1918, Principles of general physiology, London. — BENECKE, 1895, Jahrb. wissensch. Bot., **28**, S. 521. — Derselbe, 1903, Bot. Ztg. **61**, S. 79. — Derselbe, 1907, Ebenda, **65**, S. 1. — BERNSTEIN, 1902, Die Kräfte der Bewegung in der lebenden Substanz, Braunschweig. — BEZSSONOFF, 1919, Ber. D. Bot. Ges., **37**, S. 135. — BOROWIKOW, 1913a, Biochem. Zeitschr., **48**, S. 230. — Derselbe, 1913b, Ebenda, **50**, S. 119. — Derselbe, 1914, Kolloidzeitschr., **15**, S. 27. — BRÜCKE, 1861, Die Elementarorganismen, Wien. — BRUNNER und CHOUARD, 1886, Ber. D. Chem. Ges., S. 595. — BÜTSCHLI, 1898, Untersuchungen über Strukturen, Leipzig.

- CLOWES, 1914, Kolloidzeitschr., **15**, S. 123. — COHNHEIM, 1911, Chemie der Eiweißkörper, Braunschweig. — Derselbe, 1912, Die Enzyme, Braunschweig. — CZAPEK, 1905, Biochemie, Bd. I und II. — Derselbe, 1913, Biochemie, 2. Aufl., Bd. I. — Derselbe, 1914, Intern. Zeitschr. f. physik.-chem. Biologie, **1**, S. 108.
- DANYSZ, 1902, Ann. de l'inst. Pasteur, **16**, S. 331. — DARWIN, 1873, Das Variieren der Tiere und Pflanzen, Deutsche Übers., Stuttgart. — DETMER, 1883, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Breslau. — DRECHSEL, 1881, Die fundamentalen Aufgaben der physiologischen Chemie. — DRIESCH, 1894, Analytische Theorie d. organischen Entwicklung, Leipzig.
- EMMERLING, 1909, Biochem. Zeitschr., **78**, S. 372. — ERNST, 1901, Zeitschr. f. physikal. Chemie, **37**, S. 448. — ÉTARD, 1901, Ann. de l'inst. Pasteur, **15**, S. 398. — EULER, 1908, Växtkemi, Bd. III, Stockholm. — Derselbe, 1910a, Grundlagen u. Ergebnisse d. Pflanzenchemie, Braunschweig. — Derselbe, 1910b, Allgemeine Chemie d. Enzyme, Wiesbaden. — Derselbe, 1918, Über Enzymbildung in lebenden Zellen, Berlin.
- FISCHER, A., 1899, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena. — FISCHER, E., 1906, Untersuchungen üb. Aminosäuren, Polypeptide u. Proteine. — FISCHER, H., 1910, COHNs Beitr. z. Biologie d. Pfl., **10**, S. 133. — FITTING, 1912, Zeitschr. f. Bot., **4**, S. 81. — FREUNDLICH, 1909, Kapillarchemie, Leipzig.
- GAIDUKOW, 1910, Dunkelfeldbeleuchtung u. Ultramikroskopie in Biologie u. Medizin, Jena. — GANTER, 1912, PFLÜGERS Arch. f. die gesamte Physiologie, **146**, S. 146. — GRÜSS, 1912, Biologie u. Kapillaranalyse der Enzyme, Berlin.
- HAGEDORN, 1912, Vortr. u. Aufs. z. Entwicklungsmechanik, Leipzig, H. 11. — HAMMARSTEN, 1914, Lehrb. der physiolog. Chemie, 8. Aufl., Wiesbaden. — HANSTEIN, 1880, Das Protoplasma, Heidelberg. — HARDY, 1899, Journal of Physiology, **24**, S. 158. — Derselbe, 1900, Zeitschr. f. physikalische Chemie, **33**, S. 326. — HATSCHEK, 1905, Hypothese der organischen Vererbung. — HEIDENHAIN, M., 1907, Plasma und Zelle, Bd. I, Jena. — HEKURA, 1913, Sitzb. Akad. Amsterdam, **21**, S. 1449. — HERTWIG, O., 1884, Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss., 2. Folge, **11** (18), S. 276. — Derselbe, 1909, Allgemeine Biologie, 3. Aufl. — Derselbe, 1911, Sitzb. Akad. Berlin, S. 844. — VAN HERWERDEN, 1913, Arch. f. Zellforschung, **10**. — HERZOG, 1913, OPPENHEIMERS Fermente, 4. Aufl., III. Hauptteil, Leipzig. — HÖBER, 1909, Bioch. Zeitschr., **17**, S. 518. — Derselbe, 1914, Physikalische Chemie der Zelle u. Gewebe, 4. Aufl. — VAN'T HOFF, 1901, Vorlesungen üb. theoretische u. physikalische Chemie, Bd. I. — HOFMEISTER, FR., 1901, Die chemische Organisation der Zelle, Braunschweig. — HOFMEISTER, WILH., 1867, Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig.
- JOHANNSEN, 1914, Elemente der exakten Vererbungslehre, 2. Aufl., Jena. — JOST, 1906, Biolog. Centrbl., **26**, S. 225. — Derselbe, 1913, Vorlesungen üb. Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., Jena.
- KANITZ, 1907, Zeitschr. f. Elektrochemie, **13**, S. 707. — Derselbe, 1909, OPPENHEIMERS Handb. d. Biochemie, II, 1. — KOSSEL, 1891a, Verhandl. d. physiolog. Ges., Berlin, 1891. — Derselbe, 1891b, Gewebelehre. — KÜSTER, 1913, Über Zonenbildung in kolloidalen Medien, Jena.
- LEHMANN, 1888, Molekularphysik, Bd. I, Berlin. — Derselbe, 1908, Die flüssigen Kristalle und die Theorie des Lebens, 2. Aufl., Leipzig. — Derselbe, 1914, Bioch. Ztschr., **63**, S. 74. — LEITCH, 1916, Ann. of Bot., **30**. — LEPESCHKIN, 1911, Ber. D. Bot. Ges., **29**, S. 181. — LEPKOWSKI, 1911, Zeitschr. f. physik. Chemie, **25**, S. 608. — LIDFORSS, 1907, Lunds Universitets Årsskrift, N. F., **2**, Nr. 13. — LIESEGANG, 1909, Beitr. zur Kolloidchemie des Lebens, Dresden. — Derselbe, 1911a, Arch. f. Entwicklungsmechanik, **32**, S. 636. — Derselbe, 1911b, Ebenda, **33**, S. 328. — Derselbe, 1911c, Biolog. Centrbl., **31**, S. 455. — Derselbe, 1912, Arch. f. Entwicklungsmechanik, **34**, S. 452. — LILLIE, 1906, American Journ. of Physiology, **17**, S. 89. — LOEB, 1906, The dynamics of living matter, New York. — LOEW, 1906, Die chemische Energie der lebenden Zellen, 2. Aufl. — Derselbe, 1914, Biochem. Zeitschr., **69**, S. 111. — LUNDEGÄRDH, 1910, Jahrb. wissensch. Bot., **48**, S. 285. — Derselbe, 1914a, Ebenda, **53**, S. 421. — Derselbe, 1914b, Grundzüge einer chemisch-physikalischen Theorie des Lebens, Jena. — Derselbe, 1919, Botaniska Notiser, S. 1, Lund.
- MACALLUM, 1908, Ergebnisse d. Physiologie, **7**, S. 646. — MAGNUS, W., 1913, Ber. D. Bot. Ges., **31**, S. 290. — MANN and COHNHEIM, 1906, Chemistry of proteids, New York. — MAXIMOW, 1914, Jahrb. wissensch. Bot., **53**, S. 325. — MECKLENBURG, W., 1910, Die experimentellen Grundlagen der Atomistik. — MEYER, A.,

- 1920, Die morphologische und physiologische Analyse der Zelle, Jena. —
 MOLISCH, 1892, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen, Jena. — Derselbe,
 1897, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen, Jena.
- NÄGELI, 1884, Mechanisch-physiologische Theorie d. Abstammungslehre, München u.
 Leipzig. — NEUMEISTER, 1903, Betrachtungen über das Wesen der Lebens-
 erscheinungen, Jena.
- OPPENHEIMER, 1913, Die Fermente u. ihre Wirkungen, 4. Aufl., Leipzig. — Derselbe,
 1915, Stoffwechselermente, Braunschweig (Samml. VIEWEG 22). — OSBORNE,
 1906, Journ. of Physiology, **34**, S. 84. — Derselbe, 1909, The vegetable
 Proteins. — Derselbe, 1910, Ergebnisse d. Physiologie, **10**, S. 47. — OSTERHOUT,
 1908, Jahrb. wissensch. Bot., **40**, S. 121. — Derselbe, 1912, Bot. Gaz., **54**,
 S. 532. — OSTWALD, WILH., 1900, Zeitschr. f. physikalische Chemie, **34**,
 S. 248. — Derselbe, 1904, Ebenda, **49**, S. 121. — Derselbe, 1909, Lehrbuch
 d. allgem. Chemie, 2. Aufl. — OSTWALD, W., 1917, Kolloidchemie, **1**, Dresden
 u. Leipzig. — OVERTON, 1907, NAGELs Handb. d. Physiologie, **2**, S. 729.
- PALLADIN, 1910, Ber. D. Bot. Ges., S. 120. — PARNAS, 1915, Centrbl. f. Physiologie,
30, S. 1. — PAULI, W., 1902, Der kolloidale Zustand und die Vorgänge in der
 lebenden Substanz. — Derselbe, 1906, HOFMEISTERS Beiträge, **7**, S. 534. —
 Derselbe, 1907, Kolloidchem. Studien am Eiweiß, Dresden. — Derselbe, 1912,
 Fortschritte d. naturwissenschaftl. Forschung, **4**, S. 223. — PFEFFER, 1892,
 Studien zur Energetik d. Pflanze. — Derselbe, 1893, Druck- u. Arbeitsleistung.
 — Derselbe, 1897–1904, Pflanzenphysiologie, Leipzig. — PFLÜGER, 1875,
 Arch. f. Physiologie, **10**, S. 251 u. 641. — PRINGSHEIM, 1900, Jahrb. wissensch.
 Bot., **43**, S. 89.
- QUINCKE, 1902, Ann. d. Physik, **4**, S. 1.
- REINKE, 1911, Einleitung in die theoretische Biologie, 2. Aufl., Berlin. — REINKE
 und RODEWALD, 1881, Studien üb. das Protoplasma. — ROBERTSON, BRAILSFORD,
 1910, Ergebnisse d. Physiologie, **10**, S. 216. — Derselbe, 1912, Physikalische
 Chemie d. Proteine, Dresden. — RUTGERS, 1912, Rec. Trav. Bot. Neerl., **9**.
- SACHS, 1887, Vorlesungen üb. Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. — SASNOWSKI, 1899,
 Centrbl. f. Physiologie, **13**, S. 267. — SCHAFFNIT, 1910, Mitteil. d. Kaiser-
 Wilhelm-Inst. f. Landwirtsch., Bromberg, **3**. — SCHIMPER, 1890, Flora, **73**,
 S. 207. — SCHLEIDEN, 1861, Grundzüge der wissensch. Bot., 4. Aufl. —
 SCHMIDT, A., 1892, Zur Blutlehre. — SCHRYVER, 1909, The general character of
 the proteins, London. — SCHWARZ, 1887, COHNS Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, **5**. —
 SPIRO, 1904, Beitr. zur Physiologie u. Pathologie, **4**, S. 300. — STEINMANN,
 1917, Zeitschr. f. Bot., **9**, S. 1. — STRASBURGER, 1884, Neue Untersuchungen
 üb. den Befruchtungsvorgang usw., Jena.
- TISCHLER, 1920, Biolog. Centrbl., **40**, S. 15. — TSCHERMAK, 1916, Allgemeine
 Physiologie, Bd. I, Berlin.
- VERWORN, 1903, Die Biogenhypothese, Jena. — Derselbe, 1915, Allgemeine
 Physiologie, 6. Aufl., Jena. — DE VRIES, 1889, Intracelluläre Pangenesis. —
 Derselbe, 1902, Die Mutationstheorie, Bd. 2.
- WARBURG, O., 1913, Über die Wirkung der Struktur auf die chemischen Vorgänge in
 den Zellen, Jena. — WEHMER, 1891, Bot. Ztg., **49**, S. 233. — Derselbe, 1906,
 Ber. D. Bot. Ges., **24**, S. 381. — WEIMANN, P. P. VON, 1907, Kolloidzeitschrift,
2, S. 79. — Derselbe, 1908, Ebenda, **3**, S. 285. — WEISMANN, 1887, Die
 Kontinuität des Keimplasmas. — Derselbe, 1892, Das Keimplasma. — WIESNER,
 1892, Die Elementarstruktur der lebenden Substanz, Wien. — WIGAND,
 1888, Bot. Hefte, Nr. 3, S. 250. — WILLSTÄTTER und STOLL, 1913, Unter-
 suchungen über das Chlorophyll, Berlin. — Dieselben, 1915, Sitzb. Akad.
 Berlin, **53**, S. 322. — Dieselben, 1918, Untersuchungen über die Assimilation
 der Kohlensäure, Berlin.
- ZACHARIAS, E., 1909, Progr. rei bot., **3**. — ZALESKI, 1911, Ber. D. Bot. Ges., **29**,
 — ZSIGMONDY, 1918, Kolloidchemie, 2. Aufl., Leipzig. — ZWARDEMAKER, 1906,
 Ergebnisse d. Physiologie, **5**.

Literatur zu Abschnitt II.

- ÅKERMANN, 1915, Lunds Universitets Årsskrift N. F. Afdeln. 2, 12, Nr. 4. — Derselbe, 1917, Bot. Not. Lund., S. 145. — ALTMANN, 1889, Zur Geschichte der Zellentheorien. — Derselbe, 1894, Die Elementarorganismen usw., 2. Aufl., Leipzig. — ANDREWS, 1903, Jahrb. f. wissensch. Bot., 38, S. 1. — ARNOLDI, 1900, Flora, 87, S. 198. — ARNOLDI und BÖNICKE, 1911, Biolog. Arbejder tillegnede Eugen Warming, Kjöbenhavn, S. 193. — ARTHUR, 1897, Ann. of Bot., 11, S. 491.
- BALBIANI, 1898, Archiv d'anatomie microsc., 2, S. 518. — BANG und SJÖVALL, 1916, Beitr. z. pathol. Anat. 62, S. 1. — BARANETZKI, 1876, Mémoires de la soc. de sci. natur., Cherbourg. — Derselbe, 1886, Ann. sci. nat. VII. sér., 4, S. 187. — DE BARY, 1864, Die Mycetozoen, 2. Aufl., Leipzig. — BEAUVERIE, 1914, Compt. rend., 158, S. 798. — BEER, 1905, Beih. z. Bot. Centrbl., 19. — Derselbe, 1909, Ann. of Bot., 23, S. 63. — BELAJEFF, 1892, Über den Bau und die Entwicklung der Antherozoiden, I, Characeen. — Derselbe, 1894, Flora, 94, S. 337. — Derselbe, 1897, Ber. d. d. Bot. Ges., 15, S. 140. — Derselbe, 1898, Ebenda, 16. — BENDA, 1902, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 12, S. 765. — Derselbe, 1914, Centrbl. f. allg. Path. u. patholog. Anatomie (Ergänzungsheft), 25, S. 5. — BERG, W., 1902, Arch. f. mikroskop. Anat., 62, S. 367. — Derselbe, 1904, Ebenda, 65, S. 298. — BERTHOLD, 1881, Mitteil. d. zoolog. Station zu Neapel, 2, S. 72 und 401. — Derselbe, 1882, Jahrb. f. wissensch. Bot., 13, S. 569, 702. — Derselbe, 1886, Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig. — BIEDERMANN, 1908, Ergebnisse d. Physiologie, 8, S. 26—211. — Derselbe, 1918, Flora, 111—112, S. 577. — Derselbe, 1919, Flora, 113, S. 133. — BIERBERG, 1909, Flora, 98. — BONNET, 1911, Anatomische Anzeiger, 39, S. 68. — BORESCH, 1914, Zeitschr. f. Bot., 6, S. 97. — BOTAZZI, 1911, WINTERSTEINS Handb. d. vergl. Physiol. Jena, Bd. 1, S. 1. — BOUIN, M. u. P., 1898, Arch. d'anat. microscopique, 2, S. 419. — BOVERI, TH., 1888, Zellenstudien, Heft, 2, Jena. — Derselbe, 1895, Verhandl. d. phys.-med. Gesellschaft Würzburg N. F., 29, I. — BOVERI, M., 1903, Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., 37, S. 401. — BRASS, 1883, Biologische Studien, Heft 1. — BRUCK, 1907, Zeitschr. f. allgem. Physiologie, 7, S. 527. — BRÜCKE, 1861, Die Elementarorganismen. — Derselbe, 1862, Sitzb. d. Akad. Wien, Abt. I, 46, S. 1. — Derselbe, 1879, Ebenda, Abt. III, 79, S. 267. — BÜCHER, 1906, Dissertation, Leipzig (auch Jahrb. f. wissensch. Bot., 43). — BUDER, 1911, Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, 5, H. 4. — Derselbe, 1915, Jahrb. f. wissensch. Bot., 56, S. 529. — Derselbe, 1917, Ebenda, 58, S. 105. — BÜTSCHLI, 1876, Abh. d. SENCKENBERGERSchen Naturforschenden Gesellschaft., 10. — Derselbe, 1878, Zeitschr. wissensch. Zoologie, 30, S. 205. — Derselbe, 1880—1887, Die Protozoen in „BRONNS Klassen und Ordnungen“. — Derselbe, 1890, über den Bau d. Bakterien u. verwandter Organismen, Leipzig. — Derselbe, 1892, Untersuchungen üb. mikroskopische Schäume, Leipzig. — Derselbe, 1896, Weitere Ausführungen üb. den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, Leipzig. — Derselbe, 1898, Untersuchungen über Strukturen, Leipzig. — Derselbe, 1901, Archiv f. Entwicklungsmechanik d. Organismen, 11, S. 498.
- CALKINS, 1898, Ann. New-York Acad. Scienc., 11, S. 16. — Derselbe, 1899, Journ. of Morphology, 15, S. 3. — CAMPBELL, 1911, Carnegie Institute of Washington, Publication Nr. 140. — Derselbe, 1914, Ann. of Bot., 28, S. 651. — CHAMBERLAIN, 1909, Bot. Gaz., 47, S. 215. — Derselbe, 1910, American Naturalist, 44, S. 595. — Derselbe, 1912, Bot. Gaz., 53, S. 1. — Derselbe, 1916, Ebenda, 61, S. 353. — CHAMBERS, R., 1917, American Journal of Physiology, 43, S. 1. — CHODAT et

- BOUBIER, 1898, Journ. de Bot., **12**, S. 118. — CIENKOWSKI, 1863, Jahrb. f. wissensch. Bot., **3**, S. 400. — Derselbe, 1865, Bot. Ztg., **23**, S. 1. — Derselbe, 1872, Ebenda, S. 70. — CLARK, 1888, Ber. d. D. Bot. Ges., **6**, S. 278. — CLIFFORD, 1897, Ann. of Bot., **11**, S. 180. — COHN, 1854, Nova Acta Leopold. Akad., **24**, I, S. 105. — COKER, 1903, Bot. Gaz., **36**, S. 1, 114. — COULTER and CHAMBERLAIN, 1903, Morphology of angiosperms. — CRATO, 1893, Bot. Ztg., **51**, S. 157. — Derselbe, 1896, COHNs Beitr. z. Biolog. d. Pfl., **7**, S. 407. — CRÜGER, 1855, Bot. Ztg., **13**, S. 601. — CZAPEK, 1910, Ber. d. D. Bot. Ges., **28**, S. 147. — Derselbe, 1911, Eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut, Jena. — Derselbe, 1913, Biochemie der Pflanzen, **1**, 2. Aufl., Jena. — Derselbe, 1919, Ber. d. D. Bot. Ges., **37**, S. 207.
- DANGEARD, 1901, Le botaniste, **8**, S. 5. — Derselbe, 1918, Compt. rend. Paris, **164**, S. 439. — DARWIN, CH., 1876, Insektenfressende Pflanzen, Deutsche Übersetzung, Stuttgart. — DARWIN, FR., 1877, Quarterly Journal of microscopic Science N.S., **16**. — DAVENPORT, 1897, Experimental morphology, **1**. — DEBSKI, 1897, Jahrb. f. wissensch. Bot., **30**, S. 227. — DEGEN, 1905, Bot. Ztg., **63**, S. 160. — DELAGE, 1895, La structure du protoplasme et les théories sur l'hérédité etc., Paris. — DELLINGER, 1906, Journal of experimental zoology, **3**, S. 337. — DEMOOR, 1894, Archives de Biologie, **13**. — DENSMORE, 1908, Univ. California Public. bot., **3**, S. 303. — DERSCHAU, 1908, Jahrb. f. w. Bot., **46**, S. 103. — Derselbe, 1916, Zool. Jahrb., Abt. Anat., **39**, S. 3. — DIPPEL, 1867, Abhandlungen d. naturforschenden Gesellschaft i. Halle, **10**. — DODEL-PORT, 1876a, Bot. Ztg., **62**, S. 177. — Derselbe, 1876b, Jahrb. f. wissensch. Bot., **10**, S. 417. — DOFLEIN, 1900, Zellenstudien. — Derselbe, 1909a, Lehrbuch d. Protozoenkunde, **2**. Aufl., 1916, Jena. — Derselbe, 1919b, Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anatomie u. Ontogenie, **41**, S. 1. — DUESBERG, 1911, Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. (MERKEL u. BONNET), **20**, S. 567. — DUESBERG u. HOVEN, 1910, Anatomischer Anzeiger, **36**, S. 96.
- EHRlich, 1886, Deutsche med. Wochenschr. Nr. 4. — ENDLER, 1912, Biochem. Zeitschr., **45**, S. 359. — ENGELMANN, 1869, PFLÜGERS Archiv f. d. gesamte Physiologie, **2**, S. 307. — Derselbe, 1879, HERMANNs Handb. d. Physiologie, **1**, T. 1, S. 343. — Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, 1903. — ÉTARD, et VILLA, 1910, Compt. rend., **150**, S. 1709. — EVANS, 1915, American Journ. of Physiology, **37**, S. 243. — EWART, 1897, Linnean Soc., London, **33**, S. 146. — Derselbe, 1903, On the physics and physiology of protoplasmic streaming in plants, Oxford. — EVANS u. SCHULEMANN, 1914, Deutsche med. Wochenschr., **14**, S. 1508.
- FALKENBERG, 1882, SCHENKS Handbuch d. Botanik, Breslau, **2**, S. 194. — FARMER, 1896, Ann. of Bot., **10**, S. 288. — FAURÉ-FREMIET, 1909–1910, Archives d'anat. microscopique, **11**. — FISCHER, A., 1884, Jahrb. f. wissensch. Bot., **14**, S. 133. — Derselbe, 1894, Jahrb. f. wissensch. Bot., **26**, S. 187. — Derselbe, 1895, Ebenda, **27**, S. 1. — Derselbe, 1899, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena. — Derselbe 1901, Archiv für Entwicklungsmechanik, **13**. — FITTING, 1900, Bot. Ztg., **58**, S. 107. — Derselbe, 1909, Zeitschr. f. Botanik, **1**, S. 1. — Derselbe, 1911, Zeitschr. f. Botanik, **3**, S. 209. — Derselbe, 1916, Jahrb. f. wissensch. Bot., **56**, S. 1. — Derselbe, 1919, Ebenda, **59**, S. 1. — FLEMMING, 1882, Zellsubstanz, Kern u. Zellteilung, Leipzig. — FORENBACHER, 1911, Ber. d. D. Bot. Ges., **29**, S. 648. — FRANK, 1872, Jahrb. f. wissensch. Bot., **8**, S. 216. — FUHRMANN, 1909, Centralbl. f. Bakteriologie, Abt. II, **25**.
- GAIDUKOV, 1906, Ber. d. D. Bot. Ges., **24**, S. 107, 155, 192. — Derselbe, 1910, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in Biologie u. Medizin, Dresden und Leipzig. — GARDINER, 1885, Proceedings of the royal Society, London, **39**, S. 229. — GEORGEVITSCH, 1910, Beih. z. Bot. Centrbl., **25**. — GERTZ, 1917, Bot. Not., Lund, S. 1. — GIESENHAGEN, 1909, Flora, **99**, S. 355. — GIERKE, 1885, Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, **2**, S. 213. — GOEBEL, 1893, Pflanzenbiologische Schilderungen, **2**, Marburg. — GOLDMANN, 1912, Äußere u. innere Sekretion im Licht der vitalen Färbung, Tübingen. — GOLENKIN, 1894, Algologische Notizen, siehe Zeitschr. f. Mikroskopie, **11**, S. 533. — GRAFE 1920, ABDERHALDENS Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden, Abt. XI, T. 2. — GUILLIERMOND, 1901, C. R. Acad. Sci., Paris. — Derselbe, 1902, Thèse de doctoras ès sciences de l'Université à Paris. — Derselbe, 1903, Ann. Mycol., **1**, Nr. 3. — Derselbe, 1903a, C. R. Acad. Sci., Paris, 26 janv., S. 253. — Derselbe, 1903b, Ebenda, 15 juin. — Derselbe, 1907, C. R. Soc. Biologie, Paris, **63**, S. 216. — Derselbe,

- 1907a, C. R. Acad. Sci., Paris, **149**. — Derselbe, 1908, Archives d'anatomie microscopique, **10**, S. 141. — Derselbe, 1911, C. R. Acad. Sci., Paris, **153**, S. 199. — Derselbe, 1911a, Ebenda, S. 1492. — Derselbe, 1911b, Ebenda, S. 298. — Derselbe, 1912, Ebenda, **154**, S. 286. — Derselbe, 1912a, C. R. Soc. Biologie, **72**, S. 86. — Derselbe, 1912b, Ebenda, **72**, S. 276. — Derselbe, 1912c, Ebenda, S. 459. — Derselbe, 1912d, C. R. Acad. Sci., Paris, **154**, S. 888. — Derselbe, 1912e, C. R. Soc. Biologie, **73**, S. 7. — Derselbe, 1912f, Ebenda, S. 110. — Derselbe, 1912g, C. R. Acad. Sci., Paris, **156**, S. 1924. — Derselbe, 1912h, Archiv d'anatomie microscopique, — Derselbe, 1913, C. R. Soc. Biologie, **74**, S. 618. — Derselbe, 1913a, Ebenda, S. 1280. — Derselbe, 1913b, C. R. Acad. Sci., Paris, **157**, S. 1781. — Derselbe, 1913c, Ebenda, S. 63. — Derselbe, 1913d, Ebenda, S. 1000. — Derselbe, 1913e, Ebenda, Novembre. — Derselbe, 1913f, C. R. Soc. Biologie, Décembre. — Derselbe, 1914, Ber. d. D. Bot. Ges., **32**, S. 282. — Derselbe, 1914a, Rev. gén. Bot., **25**, S. 295. — Derselbe, 1915, Ebenda, **29**, S. 271 u. 297. — Derselbe, 1915a, C. R. Soc. Biologie, S. 241. — Derselbe, 1916, Ebenda, S. 806. — Derselbe, 1917, Ebenda, S. 643, 726 u. 918. — Derselbe, 1918, C. R. Acad. Sci., Paris, **164**, S. 644. — GURWITSCH, 1904, Morphologie und Biologie der Zelle, Jena.
- HABERLANDT, 1901, Ber. d. D. Bot. Ges., **19**, S. 569. — Derselbe, 1918, Physiologische Pflanzenanatomie, 5. Aufl., Leipzig. — HAMBURGER, 1911, Sitzb. d. Akad. d. W. Heidelberg. — HANNIG, 1911, Flora, N. F., **2** (102), S. 243. — HANSTEIN, 1870, Sitzb. d. niederrheinischen Ges. f. Natur- u. Heilkunde, Bonn. — Derselbe, 1880, Botanische Abhandlungen, **3**, S. 4. — HARDY, 1899, Journ. of Physiology, **24**, S. 158. — HARPER, 1897, Jahrb. f. wissensch. Bot., **30**, S. 249. — HARPER and DODGE, 1914, Ann. of Bot., **28**, S. 1. — HARTMANN, 1919, Arch. f. Zellforschung, **15**, S. 177. — HARTOG, 1888, Report of the British Assos. for the advancement of the science. — HAUPTFLEISCH, 1892, Jahrb. f. wissensch. Bot., **24**, S. 173. — HECHT, 1912, COHNS Beitr. zur Biologie d. Pfl., **11**, S. 137. — HEIDENHAIN, M., 1897, Sitzb. d. physikalisch-medizinischen Ges. Würzburg. — Derselbe, 1907–1911, Plasma und Zelle, Bd. I und II, Jena. — HEILBRONN, 1912, Ber. d. D. Bot. Ges., **30**, S. 142. — Derselbe, 1914, Jahrb. f. wissensch. Bot., **54**, S. 357. — HEIMSTÄDT, 1911, Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, **20**, S. 337. — HEINRICHER, 1884, Ber. d. D. Bot. Ges., **2**, S. 463. — HERTWIG, R., 1877, Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., **11**, S. 307. — HERTWIG, O., 1909, Allgemeine Biologie, 3. Aufl., Jena. — HINZE, 1903, Ber. d. D. Bot. Ges., **21**, S. 394. — HIRASÉ, 1894, Botan. Magazine, Tokyo, S. — Derselbe, 1895, Journ. of the college of science University, Tokyo, S. — Derselbe, 1898, Ebenda, **12**, Part II. — HÖBER, 1914, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, 4. Aufl., Leipzig. — HOFER, 1889, Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma, Jena. — HÖFLER, 1917, Ber. d. D. Bot. Gesellsch., **35**, S. 106. — Derselbe, 1918, Ebenda, **36**, S. 414. — HOFMEISTER, Fr., 1901, Die chemische Organisation der Zelle, Braunschweig. — HOFMEISTER, W., 1867, Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig. — HORMANN, 1898, Studien über die Protoplasmabewegung der Characeen, Jena. — HORNE, 1910, Centralbl. f. Bakt. II, **28**, S. 403. — HUMPHREY, 1894, Ber. d. D. Bot. Ges., **12**, S. 108. — Derselbe, 1906, Ann. of Bot., **20**, Nr. 77.
- IKENO, 1897, Bot. Centralblatt, **69**, S. 1. — Derselbe, 1898a, Jahrb. f. wissensch. Bot., **32**, S. 562. — Derselbe, 1898b, Journal of the college of science, Tokyo, **12**. — Derselbe, 1903, Beih. bot. Centralbl., **15**, S. 65. — Derselbe, 1906, Flora, **96**, S. 538.
- JAHN, 1904, Ber. d. D. Bot. Ges., **22**, S. 84. — JANSE, 1889, Jahrb. f. wissensch. Bot., **21**, S. 163. — JANSSENS, VAN DE PUTTE ET HELSMORTEL, 1912, La Cellule, **28**, S. 447. — JENNINGS, 1904, Carnegie Institution, Publication Nr. 16, S. 129. — Derselbe, 1910, Das Verhalten der niederen Organismen. — JENSEN, 1902, Ergebnisse d. Physiologie, Bd. I, II, S. 1. — JÖNSSON, 1883, Ber. d. D. Bot. Ges., **1**, S. 513. — JÖRGENSEN, 1914, Arch. f. Zellforschung, **10**, S. 1. — JOSING, 1901, Jahrb. f. wissensch. Bot., **36**, S. 221. — JOST, 1913, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. — JUEL, 1900, Jahrb. f. wissensch. Bot., **32**, S. 361. — JÜRGENSEN, 1861, Studien aus dem physiologischen Institut, Breslau, Heft I, S. 98.
- KAHNO, 1921, Biochem. Zeitschr., **123**, S. 284. — KALLEN, 1882, Flora, **85**, S. 65. — KELLER, 1890, Dissertation, Zürich. — KEMNITZ, 1912, Archiv f. Zellforschung, **7**, S. 463. — KEUTEN, 1895, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, **60**.

- S. 214. — KLEBAHN, 1895, *Flora*, 80, S. 241. — KLEBS, 1883, Untersuchungen aus d. bot. Inst. Tübingen, 1, S. 233. — Derselbe, 1886, *Ebenda*, 2, S. 489. — Derselbe, 1893, *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie*, 55, S. 264. — Derselbe, 1896, Die Bedingungen d. Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena. — KLEIN, 1889, *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 20, S. 133. — KLEMENSIEWICZ, 1903, *Zeitschr. f. allg. Physiologie*, 3, Heft 1. — KLEMM, 1892, *Flora*, Ergänzungsband S. 117. — Derselbe, 1895, *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 28, S. 627. — KLERCKER, 1888, Studien über Gerbstoffvakuolen, Tübingen. — KNIEP, 1905, *Flora*, 94, S. 129. — KNOLL, 1908, *Sitzb. der Akad. d. W. i. Wien*, 117, Abt. I, S. 1. — KNY, 1900, *Ber. d. D. Bot. Ges.*, S. 43, 397. — Derselbe, 1904, *Ebenda*, S. 96. — KOFOID, 1905, *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 44, S. 163. — KÖHLER, 1904, *Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie*, 21, S. 129, 273. — KÖLSCH, 1902, *Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anatomie und Ontogenie*, 16, S. 273. — KÖRNICKE, 1905, *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 23, S. 404. — KRÄNZLIN, 1907, *Arch. f. Protistenkunde*, 9, S. 107. — KRAUS, 1885, Abhandlungen d. naturforsch. Ges. z. Halle, 16. — KRETSCHMAR, 1903, *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 39, S. 273. — KUHN, A., 1915, *Arch. f. Protistenkunde*, 35, S. 212. — KÜHNE, 1864, Untersuchungen üb. das Protoplasma u. die Kontraktilität, Leipzig. — Derselbe, 1898, *Zeitschr. f. Biologie*, 18 (N. F.), S. 85. — KÜNSTLER, 1882, *Bulletin soc. zoologique de France*, 7 A. — KÜSTER, 1899, *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 17, S. 77. — Derselbe, 1908, *Progr. rei bot.*, 2. — Derselbe, 1910, *Zeitschr. f. Bot.*, 2, S. 716. — Derselbe 1910b, *Flora*, 100, S. 267. — Derselbe, 1912, *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 50, S. 261. — Derselbe, 1916, *Pathologische Pflanzenanatomie*, 2. Aufl., Jena. — Derselbe, 1918, *Berichte d. D. bot. Ges.*, 36, S. 283. — KYLIN, 1912, *Ark. f. Bot.*, Stockholm, 11, Nr. 5. — Derselbe, 1913, *Zeitschr. f. physiolog. Chemie*, 83, S. 183. — Derselbe, 1918, *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 36, S. 10.
- LAGERHEIM, 1899a, Öfversikt Sv. Vet. Ak. Handl., Nr. 6. — Derselbe, 1899b, Bihang till Sv. Vet. Ak. Handl., 25, afd. III, Nr. 8. — LAKON, 1914, *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 32, S. 421 (Protoplasmaströmung). — Derselbe, 1916, *Biochem. Zeitschr.*, 78, S. 145. — LAUTERBACH, 1921, *Beih. bot. Centrbl.*, 38, Abt. 1, S. 1. — LAUTERBORN, 1893, Verhandlungen des naturhist.-medizin. Vereins Heidelberg, 2. Folge, 5, S. 183. — Derselbe, 1896, Bau, Bewegung und Kernteilung der Diatomeen, Leipzig. — LEHMANN, 1906, Flüssige Kristalle u. die Theorie des Lebens, 2. Aufl. — LEIDY, 1879, The fresh-water-rhizopods of North America. — LENHOSSEK, 1898a, Verhandlungen d. anatom. Ges. Kiel, 106. — Derselbe, 1898b, *Archiv f. mikroskop. Anatomie*, 51, S. 215. — LEPEŠCHKIN, 1908, *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 26, S. 198. — Derselbe, 1910, *Ebenda*, 28, S. 91, 383. — Derselbe, 1911a, *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 29, S. 181. — Derselbe, 1911b, *Ebenda*, S. 349. — Derselbe, 1912, *Ebenda*, 30, S. 528. — LEWITZKY, 1910, *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 28, S. 538. — Derselbe, 1911a, *Ebenda*, 29, S. 635. — Derselbe, 1911b, *Ebenda*, S. 697. — Derselbe, 1913, *Ebenda*, 31, S. 517. — LEWIS, 1906, *Bot. Gaz.*, 41, S. 109. — LIDFORSS, 1908, *Lund. Universitets Årsskrift*, N. F., Afd. 2, 12, Nr. 4. — LIEBALDT, 1913, *Zeitschr. f. Bot.*, 5, S. 65. — LIESEGANG, 1912, *Arch. f. Entwicklungsmechanik*, 34, S. 452. — LINSBAUER u. ABRANOWICZ, 1909, *Sitzungsber. d. Akad. Wien*, 118, I, S. 137. — LÖFFLER, 1889, *Centrbl. f. Bakteriologie I*, 6 u. 7. — LOPRIORE, 1895, *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 28, S. 571. — Derselbe, 1902, *Botan. Centrbl.*, 89, S. 118. — Derselbe 1913, *Ann. di bot.*, 11, S. 387. — LOEW, 1885, *PLÜGERS Archiv f. d. gesamte Physiologie*, 35. — LOEW u. BOKORNY, 1891, *Biol. Centrbl.*, 11, S. 5. — Dieselben, 1895, *Flora*, S. 117. — LÖWSCHIN, 1913, *Ber. d. D. Bot. Ges.*, 31, S. 203. — Derselbe, 1914, *Ebenda*, 32, S. 266. — LUNDEGÅRDH, 1910, *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 48, S. 248. — Derselbe, 1910a, *Svensk botanisk tidskrift*, 4, S. 174. — Derselbe, 1911, *K. Sv. Vet. Ak. Handl.*, 47, Nr. 3. — Derselbe, 1912, *Archiv f. mikroskopische Anatomie*, Abt. 1, 80, S. 223. — Derselbe, 1912a, *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, 51, S. 236. — Derselbe, 1912b, *COHNs Beitr. z. Biologie d. Pflanzen*, 11, S. 373. — Derselbe, 1912c, *Svensk botanisk tidskrift*, S. 41. — Derselbe, 1914, *Arch. f. Zellforschung*, 12, S. 589. — Derselbe, 1914a, *Svensk botanisk tidskrift*, S. 161. — Derselbe, 1919, *Bot. Not. Lund.*, S. 1. — LUTZ, 1921, *Arch. f. Zellforsch.*, 16, S. 47 (tierische Plasmastrukturen).
- MAIER, 1903, *Archiv f. Protistenkunde*, 2. — MANO, 1904, *La Cellule*, 20, S. 57. — MASSART, 1882, *Archives de Biologie*, 9. — MATHEWS, 1899, *Journ. of*

- Morphology, 15, Supplement. — MATRUCHOT et MOLLIARD, 1902, Rev. gén. Bot., 14, S. 401. — MAUPAS, 1883, Archives de zoologie expérimentale, II sér., 1. — MAXIMOV, 1916, C. R. Soc. Biologie, 79, S. 462. — MEVES, 1904, Ber. d. D. Bot. Ges., 22, S. 284. — Derselbe, 1915, Archiv f. mikroskop. Anatomie, 87, Abt. I, S. 12. — Derselbe, 1918, Ebenda, 91, Abt. II, S. 272. — MEYEN, 1837—1839, Neues System der Pflanzenphysiologie. — MEYER, A., 1904, Bot. Ztg. 62, S. 113. — Derselbe, 1911, Ber. d. D. Bot. Ges., 29, S. 158. — Derselbe, 1912, Die Zelle der Bakterien, Jena. — Derselbe, 1920, Die morphologische u. physiologische Analyse der Zelle, Jena. — MICHAELIS, 1902, Farbstoffchemie f. Histologen. — Derselbe, 1910, OPPENHEIMERS Handbuch d. Bioch., 2, S. 193. — MIEHE, 1899, Biolog. Centrbl. — MIGULA, 1890, Botan. Centrbl., 44, S. 104. — MIKOSCH, 1894, Verhandlungen d. Ges. deutscher Naturforscher und Ärzte, 1894, S. 179. — MIYAKE, 1905, The bot. Magazine, Tokyo, 19, Nr. 224. — MILLER, 1911, Botan. Gaz., 51, S. 378. — MOHL, 1851, Die vegetabilische Zelle. — MOLISCH, 1901, Studien über Milchsaff u. Schleimsaff der Pflanzen, Jena. — Derselbe, 1903, Bot. Ztg. 61, S. 47. — Derselbe, 1913, Mikrochemie, Jena. — Derselbe, 1917, Sitzber. Kais. Akad. Wien, 126, I, S. 231. — MOLL, 1908, Progressus rei botanicae, 2, S. 227. — MONTEVERDE, 1893, Annales agricult., 19, S. 444. — MOREAU, 1915, C. R. Soc. Biologie, S. 729. — MORGAN, 1896, Archiv f. Entwicklungsmechanik d. Org., 3. — Derselbe, 1896, Ebenda, 8. — Derselbe, 1900, Ebenda, 10. — MOTT, 1912, British medic. Journal, S. 780. — MOTTER, 1899, Proc. Indiana Acad. Sci. — Derselbe, 1904, Ann. of Botany, 18, S. 245. — Derselbe, 1918, Ann. of Botany, 32, S. 91. — V. MÜLLER, 1899, Ber. d. D. Bot. Ges., 17, S. 423. — Derselbe, 1900, Ebenda, S. 492.
- NÄGELI, 1846, Zeitschr. f. wissensch. Bot., 3 und 4, S. 107. — Derselbe, 1855, Pflanzenphysiologische Untersuchungen, Bd. I, S. 3. — Derselbe, 1860, Beiträge zur wissensch. Bot., Heft 2, S. 10, 84. — NÄGELI und SCHWENDENER, 1877, Das Mikroskop, 2. Aufl. — NATHANSOHN, 1904, Jahrb. f. wissensch. Bot., 39, S. 638. — NĚMEC, 1899a, Sitzb. d. böhmischen Ges. d. Wissensch., Prag. — Derselbe, 1899b, Jahrb. f. wissensch. Bot., 33, S. 313. — Derselbe, 1900, Sitzb. d. böhmischen Ges. d. Wissensch., Prag, 6. Februar. — Derselbe, 1901a, Ber. d. D. Bot. Ges., 19, S. 301. — Derselbe, 1901b, Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen, Jena. — Derselbe, 1902a, Biolog. Centrbl., 21, S. 529. — Derselbe, 1902b, Ber. d. D. Bot. Ges., 20, S. 339. — Derselbe, 1910, Das Problem der Befruchtungsvorgänge, Berlin. — NICOLOSI-RONCATI, 1910, Bull. orta bot. Napoli, 2, S. 531. — NOACK, 1921, Zeitschr. f. Bot., 12, S. 1. — NOLL, 1887, Abhandlungen der SENCKENBERG'schen Naturforschenden Ges., 15, S. 151. — Derselbe, 1888, Arbeiten aus dem bot. Inst. z. Würzburg, 3, S. 471. — Derselbe, 1903, Biolog. Centrbl., 23, S. 401. — NORDHAUSEN, 1903, Ber. d. D. bot. Gesellsch., 21, S. 30. — NORÉN, 1907, Upsala Universitets Årsskrift, Afd. I. — NOTHMANN-ZUCKERKANDL, 1915, Ber. d. D. bot. Gesellsch., 33, S. 301.
- OLTMANN, 1904—1905, Morphologie u. Biologie der Algen, Jena. — Derselbe, 1917, Zeitschr. f. Bot., 9, S. 257. — ORMAN, 1912, La cellule, 28, S. 365. — OSTERHOUT, 1911, Science, S. 187. — Derselbe, 1913, The plant world, 16, S. 129. — OVERTON, 1890, Bot. Centrbl., 44, S. 6. — Derselbe, 1895, Vierteljahrschrift d. naturforschenden Ges., Zürich, 40. — Derselbe, 1899, Ebenda, 44, S. 88. — Derselbe, 1900, Jahr. f. wissensch. Bot., 34, S. 669. — Derselbe, 1901, Studien über die Narkose, Jena. — Derselbe, 1907, NAGEL'S Handbuch der Physiologie, 2, S. 744.
- PALLA, 1894, Ber. d. D. Bot. Ges., 12, S. 153. — PANTANELLI, 1901, Jahrb. f. wissensch. Bot., 40, S. 303. — PASCHER, 1915, Ber. d. D. Bot. Ges., 33, S. 427. — Derselbe, 1916, Arch. f. Protistenkunde, 37, S. 191. — Derselbe, 1917a, Biolog. Centrbl., 37, S. 421. — Derselbe, 1917b, Arch. f. Protistenkunde, 38, S. 1. — Derselbe, 1918a, Ber. d. D. Bot. Ges., 36, S. 253. — Derselbe, 1918b, Ebenda, S. (352). — PAULI, Wo., 1912, Fortschritte d. naturwissensch. Forschung, 4, S. 223. — PENARD, E., 1902, Faune rhizopodique du bassin du Léman, Geneva. — PENSA, 1910, Anatomische Anzeiger, 37, S. 325. — Derselbe, 1911, Ebenda, 39, S. 520. — Derselbe, 1913, Ebenda, 45, S. 81. — Derselbe, 1912, Arch. f. Zellforsch. 8, S. 612. — PFEFFER, 1874, Flora, 57, S. 1. — Derselbe, 1886, Untersuchungen aus d. bot. Inst. z. Tübingen, 2, S. 182. — Derselbe, 1890, Abhandlungen d. math.-physik. Kl. d. Sächs. Ges. d. Wissensch., 16, S. 185. — Derselbe, 1897—1904, Pflanzenphysiologie, Leipzig. — PLENKE, 1899, Dissertation, Verh. d. med.-nat. Ges., Heidelberg. — PORODKO, 1912, 1913, Ber. d.

- D. bot. Ges., **30**, **31**. — PRINGSHEIM, N., 1854, Die Pflanzenzelle. — Derselbe, 1871, Jahrb. f. wissensch. Bot., **12**, S. 326 u. 340. — PRINGSHEIM, E. G., 1912, Die Reizbewegungen der Pflanzen, Berlin. — PROWAZEK, 1900, Arbeiten a. d. zoolog. Inst., Wien, **12**. — Derselbe, 1903, Arch. f. Protistenkunde. — Derselbe, 1907, Biolog. Centrbl., **27**, S. 737, **28**, S. 782. — Derselbe, 1910, Einführung in die Physiologie d. Einzelligen, TEUBNER. — Derselbe, 1910a, Arch. f. Protistenkunde, **18**, S. 221. — PÜTTER, 1903, Ergebnisse der Physiologie, **2**, Abt. II.
- QUINCKE, 1888, Annalen d. Physik und Chemie, N. F., **35**, S. 582.
- RACIBORSKI, 1893, Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. i. Krakau, **57**, S. 259. — RAYBAUD, 1909, Compt. rend. soc. biol., **66**, S. 889. — REICHERT, 1909, Centrbl. f. Bakteriöl., **51**, Abt. I. — REINHARDT, 1899, Festschrift f. SCHWENDENER, S. 11. — REINKE, 1895, Sitzb. d. Akad. d. Wissensch. i. Wien. — Derselbe, 1911, Theoretische Biologie, 2. Aufl. — RHUMBLER, 1896, Arch. f. Entwicklungsmechanik, **3**, S. 527. — Derselbe, 1898, Arch. f. Entwicklungsmechanik, **7**, S. 256. — Derselbe, 1902, Zeitschr. f. allgem. Physiologie, **1**, S. 285. — Derselbe, 1914, Ergebnisse d. Physiologie, **14**, S. 474. — RITTER, 1899, Flora, **86**, S. 329. — RIVETT, 1918, Ann. of Botany, **32**, S. 207. — ROBERTSON, 1904, The new Phytologist, **4**. — ROSOLI, 1884, Sitzb. d. Akad. d. Wissensch. i. Wien, **89**, Abt. 1, S. 137. — ROSSBACH, 1872, Die rhythmischen Bewegungserschein. d. einfachsten Organismen. Verh. d. phys.-med. Ges. i. Würzburg. — ROTHERT, 1892, COHNS Beitr. zur Biologie d. Pfl., **5**, S. 323. — RUDOLPH, 1912, Ber. d. D. Bot. Ges., **30**, S. 605. — RUHLAND, 1904, Jahrb. f. wissensch. Bot., **39**, S. 138. — Derselbe, 1908, Ebenda, **46**, S. 1. — Derselbe, 1912, Ebenda, **51**, S. 376. — Derselbe, 1913, Handwörterbuch d. Naturwissenschaften, Art. Turgor, S. 3915. — Derselbe, 1914, Biol. Centralbl., **33**, S. 337, 1914, Jahrb. f. wiss. Bot., **54**, S. 391. — RUNNSTROM, 1912, Arkiv for Zoologi, Stockholm, **7**, Nr. 13. — Derselbe, 1914, Annales de l'institut océanographique, **6**, Fasc. V. — RUSSOW, 1883, Sitzb. d. Dorpater naturforsch. Ges., S. 19. — Derselbe, 1884, Ebenda, Heft 1. — RYSELBERGHE, 1901, Bull. Acad. R. Belgique, S. 173.
- SACHS, 1862, Flora, **45**, S. 289. — Derselbe, 1865, Experimentalphysiologie, Leipzig. — Derselbe, 1868, Lehrbuch d. Botanik, Leipzig. — SAMASSA, 1898, Verhandl. d. naturhist. Ver., Heidelberg, N. F., **6**. — SAPEHN, 1913, Ber. d. D. Bot. Ges., **31**, S. 14. — Derselbe, 1913, Unters. üb. d. Individualität d. Plastiden (russisch), Odessa. — Derselbe, 1915, Arch. f. Zellforschung, **13**, S. 319. — SCHACHT, 1852, Die Pflanzenzelle. — SCHAUDINN, 1895, Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie, **59**. — Derselbe, 1896, Sitzb. d. Akad. d. Wissensch. i. Wien. — Derselbe, 1902, Arch. f. Protistenkunde, **1**, S. 1. — SCHERRER, 1913, Ber. d. D. Bot. Ges., **31**, S. 493. — Derselbe, 1914, Flora, **107**, S. 1. — SCHIMPER, 1882, Bot. Ztg., S. 225. — Derselbe, 1890, Flora, **73**, S. 207. — SCHLEICHER, 1879, Arch. f. mikroskop. Anatomie, **16**. — SCHLEIDEN, 1837, Linnaea, S. 527. — SCHMIDT, E., 1882, Botan. Zeitung, S. 435. — SCHMIDT, E. W., 1912, Zeitschr. f. Bot., **4**, S. 707. — Derselbe, 1913, Progr. rei bot., **4**, S. 163. — Derselbe, 1914, Ber. d. D. Bot. Ges., **32**, S. 35. — SCHMITZ, 1880, Sitzb. d. niederrheinischen Ges. f. Natur- und Heilkunde, Bonn, S. 159. — SCHNIEWIND-THIES, 1893, Untersuchungen üb. die Septalnektarien, Jena. — SCHORLER, 1883, Dissertation, Jena. — SCHRAMMEN, 1902, Verhandl. d. naturh. Vereins, Jahrg. 59, S. 49, Bonn. — SCHRÖTER, 1905, Flora, **95**, S. 1. — SCHULTZE, 1863, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen, Leipzig. — SCHÜRHOFF, 1906, Beih. z. Bot. Centrbl. I. — Derselbe, 1916, Flora, **109**, S. 55. — SCHUTT, 1895, Die Peridineen der Planktonexpedition d. M. a. A. Humboldt-Stiftung, **4**. — Derselbe, 1899, Jahrb. f. wissensch. Bot., **33**, S. 594. — SCHWARZ, 1887, COHNS Beitr. z. Biologie d. Pfl., **5**, Heft 1. — SCHWEIDLER, 1910, Jahrb. f. wissensch. Bot., **48**, S. 551. — SEIFRIZ, 1921, Ann. of Bot., **35**, S. 269. — SENN, 1900, ENGLERS Natürl. Pflanzenfamilien, T. 1, Abt. 1, S. 101. — Derselbe, 1908, Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren, Leipzig. — SHAW, 1898, Ber. d. D. Bot. Ges., **16**, S. 177. — SKRABAL, 1916, Sitzber. Akad. Wiss., Wien, **125**, II b, S. 259. — SMIRNOW, 1906, Anatomische Hefte (MERKEL und BONNET), **32**. — SMITH, G., 1900, Bot. Gazette, **29**, S. 153. — STAHL, 1883, Zeitschr. f. Naturwiss., **16**, N. F., **9**, 1, 2. — Derselbe, 1884, Bot. Ztg., **42**, S. 145. — Derselbe, 1888, Pflanzen und Schnecken, Jena. — STAPE, 1878, Verh. zool. bot. Ges., **28**, S. 238. — STRASBURGER, 1875, Zellbildung und Zellteilung, 2. Aufl. — Derselbe, 1876, Studien über das Protoplasma. — Derselbe, 1878, Wirkung d. Lichts u. d. Wärme auf Schwärmsporen, Jena.

- Derselbe, 1880, Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl. — Derselbe, 1882, Arch. f. mikroskop. Anatomie, **21**. — Derselbe, 1892, Histologische Beitr., Heft 4. — Derselbe, 1893, Ebenda, Heft 5. — Derselbe, 1897, Jahrb. f. wissensch. Bot., **30**, S. 376. — Derselbe, 1900, Histologische Beitr., Heft 6. — Derselbe, 1902, Bot. Praktikum, 4. Aufl., Jena. — Derselbe, 1904, Festschrift für HAECKEL. — Derselbe, 1908, Jahrb. f. wissensch. Bot., **45**, S. 538. — STÜBEL, 1908, Zeitschr. f. allgem. Physiologie. — Derselbe, 1911, PFLÜGERS Arch. f. d. gesamte Physiol., **42**, S. 1. — SYEDELIIUS, 1911, Svensk botanisk tidskrift, S. 260. — SWINGLE, 1897, Jahrb. f. wissensch. Bot., **30**, S. 299. — Derselbe, 1898, Bot. Gaz., **25**, S. 110. — SZÜCS, 1913, Jahrb. f. wissensch. Bot., **52**, S. 269.
- TERNETZ, 1900, Jahrb. f. wissensch. Bot., **35**, S. 273. — THUNBERG, 1910, Skandinav. Arch. f. Physiologie, **24**, S. 901. — Derselbe, 1913, Ebenda, **30**, S. 285. — TIMBERLAKE, 1902, Transactions Wisconsin Acad. Science, **13**, S. 486. — TISCHLER, 1899, Dissertation, Bonn. — Derselbe, 1906, Jahrb. f. wiss. Bot., **42**. — Derselbe, 1915, Jahrb. f. wiss. Bot., **55**, S. 53. — Derselbe, 1919, Zeitschr. f. Bot., S. 386. — TOWNSEND, 1897, Jahrb. f. wissensch. Bot., **30**, S. 484. — TREUB, 1880, Naturk., Verh. d. k. Akad., Amsterdam, **19**. — TRÖNDLE, 1910, Jahrb. f. wissensch. Bot., **48**, S. 171. — Derselbe, 1918, Ann. Sci. phys. et nat. Genève, 4: me pér., **45**, S. 38, 117. — TUNMANN, 1913, Pflanzenmikrochemie, Berlin.
- ÜLEHLA, 1911, Biolog. Centrbl., **31**, S. 645.
- VALENTIN, 1842, Flimmerbewegung, WAGNERS Handbuch der Physiologie, **1**. — VELTEN, 1872, Bot. Ztg., **30**, S. 52. — Derselbe, 1873, Flora, **56**, S. 81. — Derselbe, 1876a, Östr. Bot. Zeitschr. **26**, S. 76. — Derselbe, 1876b, Sitzb. d. Akad. d. Wissensch. i. Wien, **73**, Abt. 1, S. 131, 343. — VERWORN, 1889, Psychophysiologische Protistenstudien, Jena. — Derselbe, 1915, Allgemeine Physiologie, 6. Aufl., Jena. — VEYDOWSKI und MRAČEK, 1903, Arch. f. mikroskop. Anatomie, **62**, S. 493. — VOUK, 1910, Sitzb. d. Akad. d. Wissensch. Wien., **119**, I. — Derselbe, 1913, Denkschrift d. Akad. d. Wissensch. i. Wien, math.-naturwiss. Kl., **88**, S. 653. — DE VRIES, 1885, Jahrb. f. wissensch. Bot., **16**, S. 465. — Derselbe, 1886, Bot. Ztg., **44**, S. 1. — Derselbe, 1889, Intrazelluläre Pangenesis, Jena.
- WAGER, H., 1900, Journ. Linn. Soc., London, **27**. — WAKKER, 1886, Versl. en Mededeel. Akad. Wetensch. Amsterdam, 3 R., D. 2, S. 252. — Derselbe, 1888, Jahrb. f. wissensch. Bot., **19**, S. 423. — WALLIN, 1898, Bot. Centrbl., **75**, S. 323. — WASIELEWSKI, 1899, Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, **16**, S. 303. — WEBBER, 1896, Bot. Gaz., **23**, S. 453. — Derselbe, 1897, Ebenda, **24**, S. 16. — WEBER, FR., 1916, Jahrb. f. wiss. Botanik, **57**, S. 129. — Derselbe 1917, Zeitschr. f. allgem. Physiologie, **18**. — Derselbe, 1921, Österr. botan. Zeitschr., S. 172. — WENT, 1888, Jahrb. f. wissensch. Bot., **19**, S. 295. — Derselbe, 1890, Ebenda, **21**, S. 299. — WIESNER, 1892, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, Wien. — Derselbe, 1902, Sitzber. Akad. Wien, **111**, I. Abt. — WIGAND, 1888, Das Protoplasma als Fermentorganismus, Marburg. — WILLE, 1897, Beitr. z. physiolog. Anatomie d. Laminariaceen, Christiania. — Derselbe, 1902, Biolog. Centrbl., **22**, S. 257. — WILSON, 1899, Journ. of Morphology, **15**, Supplement. — Derselbe, 1901, Arch. f. Entwicklungsmechanik, **12**. — Derselbe, 1902, Ebenda, **13**. — Derselbe, 1906, The cell, 2. Aufl. — WISSEINGH, 1910, K. Akad. d. Wissensch., Amsterdam, S. 685. — WORONIN, 1866, Beitr. z. Morphologie u. Physiologie d. Pilze, II. Reihe. — WORTMAN, 1885, Ber. d. D. Bot. Ges., **3**, S. 117.
- YAMANOUCHI, 1908, Bot. Gaz., **45**, S. 145.
- ZACHARIAS, E., 1888, Bot. Ztg., S. 56. — Derselbe, 1895, Flora, **81** (Ergänzungsbd.), S. 217. — Derselbe, 1909, Progr. rei bot., **3**, S. 67. — ZIMMERMANN, 1887, Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle, Breslau. — Derselbe, 1893a, Beitr. z. Morphologie u. Physiologie d. Pflanzenzelle, Bd. I, Tübingen. — Derselbe, 1893b, Beih. z. Bot. Centrbl., **3**, S. 206. — ZOLLIKOFER, 1918, Beitr. z. allgem. Bot., **1**, S. 449.

Autorenregister

- Abderhalden 205
 Abranowicz 305
 Acqua 76, 78
 Agardh 52
 Åkerman 211, 232, 240,
 256, 265, 267f., 274, 280,
 288, 305, 331f., 366f.,
 376, 378
 Altmann 56, 221, 223, 246f.
 Amar 205
 Ambrohn 189
 Amelung 98f., 103f.
 Andrews 115, 142, 251
 Arber 96
 Aristoteles 3, 4
 Arnoldi 136, 300
 Arthur 372, 374, 376
 Athenaeus 4

 Bachmann 188
 Balbiani 363
 Bally 142
 Bang 306
 Baranetzky 102, 226, 362
 Bary, A. de 17, 22, 27, 29,
 35, 49, 58f., 99, 124,
 138f., 141, 148, 151, 160,
 171—173, 243, 311, 326,
 351f., 359f.
 Baur 126, 143
 Bayliss 190
 Beauverie 123
 Becquerel 268
 Beer 96, 100, 300, 326
 Beyerinck 178, 209
 Belajeff 292, 340, 344
 Benda 284, 298, 304
 Benecke 205
 Beneden van 46f., 65, 294
 Berg 231f., 250f.,
 Bernhardt 10, 14—17, 20
 bis 22, 25, 28f., 184
 Bernstein 213
 Berthold 41, 49, 53, 83, 88f.,
 91, 100, 106, 119, 138,
 157—159, 226, 232, 241,
 243f., 248, 253, 255f.,
 260f., 263, 282—287,
 294f., 300, 308, 322, 346,
 356f., 364f., 368, 379
 Bezssonoff 201
 Biedermann 203, 243, 256,
 287, 356f., 359, 379
 Bierberg 377f.
 Bitter 106
 Blackman 143f.,
 Boirivant 120
 Bokorny 234, 325, 333
 Bönicke 300
 Bonnet 20, 300
 Bonnier 123
 Boresch 300, 304—307
 Borodin 324
 Borowikow 206
 Borzi 125f.
 Botazzi 245
 Boubier 132, 259
 Bouin 300f., 310
 Boveri 26f., 74, 77, 225,
 282, 288
 Bower 132
 Boysen-Jensen 135
 Brass 225
 Braun, Al. 41, 59, 151,
 166, 170
 Brefeld 119, 148, 165
 Brenner 180
 Brongniart 37, 58
 Bronn 152
 Brown 36, 54, 135
 Bruck 148, 352
 Brücke 54f., 60, 70, 197,
 243, 245f., 255, 264, 269,
 306, 379
 Brunner 205
 Buder 134, 333, 347f., 350
 Bücher 103f.
 Bütschli 41, 45, 49, 53, 69,
 71, 188f., 194, 249—252,
 256, 260, 284, 286, 277,
 288, 294, 311, 321, 326f.,
 330, 335, 337f., 348f.,
 356f., 364, 373, 379
 Buscalioni 138

 Caesalpin 4
 Calkins 70, 290, 292
 Campbell 345
 Carnoy 294
 Caspary 99
 Chamberlain 233, 255, 286f.,
 301, 343—345
 Chambers 244
 Chodat 132, 259
 Christman 144
 Chuard 205

 Clark 377
 Cienkowski 63, 148, 311,
 326f., 352, 355, 361
 Ciesielski 103
 Claußen 89, 145, 147
 Clendon 87
 Clifford 362
 Clowes 190
 Cohn 320, 326f.
 Cohnheim 199f., 209f.
 Conklin 97, 104
 Cooker 308
 Correns 51, 105
 Corti 49, 243, 365
 Cotta 22
 Coulter 125, 301
 Coupin 76, 116
 Cramer 170
 Crato 244, 251, 256, 277,
 304, 364, 367
 Crüger 120, 241
 Czapek 185, 190, 197f., 203,
 207, 260, 264, 315

 Dachnowski 184
 Dale 103
 Dangeard 140, 149, 307, 342f.
 Danysz 192
 Darbyshire 126
 Darwin, Ch. 11, 51, 53, 56f.,
 178, 220, 280, 331, 333
 Darwin, E. 11
 Dauberton 24
 Davenport 253, 359
 Dębski 284, 309
 Degen 232, 270f., 273, 276
 bis 280, 306, 316, 320,
 327—330
 Delf 174
 Dellinger 237, 353
 Demoor 77, 294, 377
 Desfontaines 24
 Detmer 196
 Digby 143
 Diogenes Laertius 4
 Dippel 17, 42, 241
 Dodel 326
 Dodge 308, 322, 347
 Doflein 72f., 292, 311, 335,
 339, 350, 357f.
 Doposcheg-Uhlar 179
 Drechsel 197
 Driesch 118, 219

Duesberg 298
 Duhamel 20—23
 Dumortier 38
 Du Petit-Thouars 24f.
 Dutrochet 25

Eberhard 100
 Ehrlich 233
 Eisen 56
 Emmerling 199
 Endler 318
 Engelmann 325, 349f., 379
 Ernst 210
 Errera 157, 296
 Escombe 135
 Euler 195, 198, 209f., 212
 Étard 201
 Evens 233
 Ewart 79, 365, 370, 374
 bis 380

Falkenberg 326
 Farmer 143, 377
 Fauré-Fremiet 233
 Fischer, A. 17, 69—72, 94,
 98, 141, 188, 228, 230
 bis 232, 234f., 244, 246,
 248, 250, 252, 286f., 289,
 295, 336f., 346f.
 Fischer, H. 189, 325
 Fitting 100, 134, 142, 179,
 211, 235, 285f., 297, 318,
 324f.
 Flemming 45f., 66, 228, 232,
 244—246, 248, 285
 Frank 104f., 180, 374
 Freundlich 185, 191
 Fromann 49, 248
 Fuhrmann 348

Gaidukov 186, 245, 255,
 264, 364f., 373
 Ganter 210
 Gates 98, 104
 Gardiner 125f., 129—133,
 135, 331f.
 Garnier 288
 Gauchery 102, 104
 Gentner 179
 Georgevitch 267
 Gerassimoff 56, 74f., 78,
 84, 87, 94—96, 103, 123
 Gertz 254
 Geyler 92
 Gicklhorn 326
 Gierke 227, 235
 Giesenhausen 158
 Giglio-Tos e Granata 284
 Gleichen-Russworm 32
 Goebel 69, 93, 121, 164,
 178f., 184, 331, 333
 Goethe 184
 Goldmann 233

Golenkin 324
 Goroschankin 124
 Grafe 318
 Green 3
 Grégoire 234, 294
 Gregory 98, 104
 Grew 3f., 6—10, 12—14,
 16, 18f., 21, 31, 34, 36, 57
 Griffon 102
 Gruber 56, 75
 Grüss 210
 Guignard 46, 59, 292
 Guilliermond 284, 300, 303
 bis 305, 307
 Gurwitsch 248, 252, 254,
 286, 288f., 302, 349f.

Haberlandt 22, 27, 30, 35,
 58, 74, 78, 90f., 93, 98,
 106, 119, 123, 125, 138f.,
 150, 171—174, 179f., 255,
 319

Haeckel 47, 56f., 69f., 152f.
 Hämmerle 100
 Hagedoorn 219
 Hales 19
 Hamburger 236
 Hammarsten 198, 200f., 204
 Hammer 306
 Hannig 142, 240, 251, 323
 Hansen 168
 Hanstein 17, 27, 48, 50, 54,
 63, 65, 82, 86, 124, 142,
 182, 196f., 239, 244, 366
 Hardy 188f., 231, 249f.
 Harper 81, 144, 308, 332, 347
 Hartig, R. 102
 —, Th. 27
 Hartmann, C. 267f.
 Hartmann, M. 340
 Hartmann, O. H. 97
 Hartog 331
 Hatschek 218
 Hauptfleisch 149, 364—366,
 369, 374—376

Hecht 259
 Hedwig 10f., 16, 20, 31
 Heidenhain 51, 56, 64f.,
 150, 154, 221—223, 246f.,
 254f., 287, 302, 338,
 347, 349, 379
 Hekura 189
 Heilbronn 264
 Heimstädt 227
 Heine 83
 Heinricher 325
 Heitzmann 248
 Henshaw 6
 Héribaude 123
 Hering 179
 Herse 134
 Hertwig, O. 47, 51, 55f.,
 58, 64, 86, 150—152, 182,

218, 220, 222, 255, 302,
 338, 350
 —, R. 59, 72, 78, 290
 Herwerden, van 201
 Herzog 190, 209
 Hick 126
 Hill 17, 23, 125—129, 131,
 135, 140—142
 Hinze 325
 Hirasé 340
 Höber 185, 191, 202, 204,
 206f., 209f., 212, 214,
 233, 317f.
 Hof 320
 Hofer 75
 Hofmeister 40—45, 48—50,
 58, 60, 106, 124f., 130,
 134, 151, 160, 179, 182,
 197f., 214, 243, 257f.,
 265, 267, 274, 314, 352,
 359f., 364—367, 369 bis
 375, 379
 Hooke 4, 5, 6, 8, 10
 Hörmann 259, 370, 375
 Hottes 94, 102, 267, 310
 Humphrey 310, 342

Ikeno 136, 340, 342—344
 Jahn 339f.
 Janse 69, 107, 165, 240f.,
 363
 Janssens 300
 Jennings 111, 237f., 324,
 350, 353, 356—359, 362
 Jensen 148, 355—357, 359
 bis 361
 Johannsen 220
 Johannson 211
 Jönsson 133, 362f.
 Josing 376f.
 Jost 120, 133, 205, 210,
 317, 379
 Jürgensen 268, 307
 Juel 308
 Jurine 33

Kallen 138, 280
 Kanitz 197, 210
 Karsten 123, 290
 Keeble 104
 Keller 374—376
 Kemnitz 307
 Keuten 73, 290
 Kienitz - Gerloff 125—129,
 131—133, 136, 140
 Kieser 14f., 29, 31, 34
 Klebahn 325
 Klebs 75, 86, 94, 108, 111,
 119, 123, 125, 134, 167,
 170, 177, 179, 181, 216,
 236—238, 311, 315f., 321,
 326—331, 335—338, 347,
 352, 364, 373, 375

- Klein 347
 Klemensiewicz 330
 Klemm 265, 267f., 270, 274
 bis 280, 306, 316, 325, 376
 Klieneberger 100f.
 Kniep 139f., 144, 147, 324
 Knight 20, 121
 Knoll 305
 Kny 79, 137, 148, 227
 Köhler 227
 Kölliker 47, 56
 Kölsch 349
 Körnicke 136, 268
 Kofoid 351
 Kohl 125f., 130—132, 376
 Kossel 199
 Kostanecki 288
 Krabbe 94
 Kränzlin 347
 Kraus 102, 378
 Kretschmar 374f., 377
 Kuhla 125—131, 133—135,
 140f.
 Kühn 156, 340
 Kühne 243, 255, 265, 267,
 269f., 310, 317, 358f.,
 362f., 370, 377, 379
 Kupfer 65
 Kurssanow 143f.
 Kusano 142
 Künstler 337
 Küster 35, 80, 90, 101f.,
 105f., 114—117, 120, 123,
 138, 148, 158, 174, 179,
 181—183, 192, 262, 274,
 280, 312, 315f.
 Kützing 38
 Kylin 304, 325

 Lagerheim 251
 Lakon 254
 Lamarle 157
 Lange 137
 Laubert 127
 Lauterborn 72, 82, 107, 244,
 249, 283—286, 290, 300,
 303f., 351, 373
 Lee 233
 Leeuwenhoek 15, 28f.
 Lehmann 194, 259
 Leidy 244, 354
 Leitgeb 156
 Leitch 210
 Lenhossék, van 349
 Leonardo da Vinci 4
 Lepeschkin 190, 256, 270f.
 Lepkowski 189
 Lesage 123
 Lewis 342
 Lewitzky 284, 300, 302—304,
 307
 Lidforss 211, 232, 256, 288,
 305

 Liebaltd 203
 Liesegang 189, 192
 Lillie 204
 Lindau 140
 Lindemuth 102, 179
 Link 10, 12, 14f., 22f., 25f.,
 28f., 31—34, 36, 39, 58
 Linsbauer 305
 Lippold 104
 Livingston 93f.
 Loeb 202
 Löffler 336
 Löhr 102
 Loew, O. 196, 234, 277, 325
 Löwschin 306, 308
 Lopriore 377
 Lotsy 164
 Ludwig 31
 Lundegårdh 46, 66, 73f.,
 77, 80, 94, 132, 206, 214,
 218, 228, 230, 232, 234f.,
 253, 272, 275, 281—284,
 286f., 292, 294—296, 300,
 307f., 310, 316, 318, 325

 Macallum 70, 204
 Mäule 116
 Magnus, P. 114, 116, 142
 Magnus, W. 158, 189
 Maier 338, 346, 349
 Malpighi 3, 6—8, 10—12,
 16, 18f., 21, 28f., 31f., 57
 Mann 200
 Marchal 98
 Martins Mano 310
 Massart 328
 Massee 126
 Mathews 289, 295
 Mathuse 102, 180
 Matruchet 267, 274
 Matthaei 102
 Maupas 330f.
 Maximow 211, 307
 Mecklenburg 186
 Meurer 318
 Meves 298, 300, 303, 305,
 307, 343f., 346
 Meyen 12—15, 17, 24—26,
 29, 37—39, 52, 172,
 369f.
 Meyer, A. 51, 56, 64f., 68f.,
 124—127, 130—136, 139f.,
 150, 198, 200f., 206, 223f.,
 226, 230, 232f., 235, 242,
 245, 249f., 252, 254—256,
 260, 271—273, 275, 280,
 298—300, 303, 305—308,
 317, 322, 324f.
 Miede 88, 120, 136, 288
 Miescher 47, 201
 Migula 94, 347
 Mikosch 300
 Milne-Edwards 152

 Mirbel 10, 12, 15, 17, 21—24,
 28f., 31, 33, 37, 58, 182,
 184
 Miyake 342
 Mogk 180
 Mohl, H. v. 10, 13—15, 17f.,
 24—26, 29—31, 33, 35,
 37—43, 48f., 51f., 58, 60,
 98f., 182, 374
 Moldenhawer, J. H. D. 11, 20
 —, J. P. 10, 12, 14, 15—18,
 22—25, 31—34, 39
 Molisch 84, 189, 203, 205,
 235, 324f.
 Molliard 267, 274
 Moll 233
 Monteverde 324
 Moor 143
 Moore 83f., 125f.
 Moreau 300
 Morgan 288, 292
 Morren 38, 139
 Mott 245
 Mottier 252, 308, 344
 Mraček 252, 286
 Mücke 73
 Müller, H. 128
 —, N. J. C. 102
 —, O. 226, 351, 373

 Nägeli 15, 17, 26f., 30, 38
 bis 43, 50f., 53, 56, 58,
 60, 65f., 124, 156, 166,
 182, 218, 220, 223, 259,
 267f., 284, 364, 369f., 372,
 374, 379
 Nathanson 317f.
 Nawaschin 47, 143, 148
 Neeff 116, 120, 133
 Němec 74, 83f., 86—88, 93
 bis 97, 101f., 114f., 119,
 136, 138, 143, 146, 148f.,
 256, 272, 278, 283f., 296,
 306, 309, 318f.
 Neumeister, 196
 Nicol 117
 Nicolosi-Roncatti 284
 Nierenstein 317
 Noack, K. L. 308
 Noll 132, 134, 148, 241, 280,
 318f.
 Nordhausen 176
 Norén 301, 308
 Nowakowski 334
 Nußbaum 56
 Nypels 116

 Oliver 125
 Olivier 125
 Oltmanns 88, 108f., 123,
 164, 167f., 170f., 238,
 251, 274, 321, 326, 335,
 351
 Oppenheimer 207, 209

- Orman 300—304, 307
 Osborne 202
 Osterhout 204
 Ostwald, Wilh. 190, 194, 212
 Ostwald, Wo. 185, 190, 194
 Overton 47, 49, 203, 206, 312, 317, 370
- Páal 135
 Palla 76, 300, 303
 Palladin 203
 Pantanelli 268
 Parnas 192
 Pascher 148f., 236, 238, 336, 338, 350—352, 354, 357f.
 Pauli 188, 202, 206
 Paulmann 100
 Payen 51
 Penard 352
 Pensa 300, 304, 307
 Pentimalli 87, 192
 Pethybride 102
 Pfeffer 49, 51, 63, 65f., 75, 94, 101f., 124f., 129, 134, 136, 184, 206, 212f., 223, 225, 233, 243f., 256, 260, 263—265, 267f., 272, 274, 277f., 301, 310, 312, 314f., 317, 319, 321f., 324—328, 330f., 336, 349f., 355 bis 359, 361f., 372, 376 bis 379
 Pfeiffer 119
 Pfitzner 48, 73
 Pflüger 50, 196
 Pick 123
 Pirotta 138
 Plateau 157f.,
 Platner 45, 291
 Plenge 335—339, 347f., 350
 Poirault 126, 132
 Policard 306
 Potts 165
 Prankerd 96
 Prantl 156
 Prein 94, 102
 Prénant 288, 301
 Prillieux 117
 Pringsheim, N. 49, 65, 88, 156, 160, 243, 259, 268, 310
 Pringsheim, E. G. 206
 Prowazek 148, 260, 273, 278, 315f., 336—340, 346f., 350f.
 Pütter 336f., 347, 349f.
 Pulst 317
 Purkinje 39
- Quinke 194, 260, 356
- Rabl 47, 288
 Raciborski 115, 324
 Rauber 151
 Regaud 304, 306
 Reichenbach, H. v. 18
 Reichert 333, 348
 Reinhardt 116, 139f., 314
 Reinke 50, 108, 170, 197, 199, 206, 251, 253, 255, 286
 Rhumbler 53, 72, 189, 251, 255—257, 259—262, 286, 288, 311, 314 326f., 329f., 355—357, 359f., 370
 Ritter 90, 377
 Robertson 189, 200, 202, 206, 308
 Rodewald 197, 206
 Rosanoff 156
 Rosenberg 47
 Rosoll 325
 Rossbach 327f.
 Rothert 162, 171 f., 175, 326
 Roux 53, 55f., 60, 73, 118, 158, 177, 179, 220
 Rudolph 300, 308
 Rudolphi 10, 12—15, 22, 28f., 31—33
 Ruhland 89, 147, 302, 317f.
 Rumpf 128
 Runnström 233, 307
 Russow 27, 117, 125f., 128, 131—134, 140, 151, 226
 Rutgers 210
 Rysselberghe 318
- Sachs 3 f., 22, 26 f., 30, 34, 44, 51, 54, 58, 66, 69, 98, 102, 104—106, 118, 134, 150—153, 156—158, 160f., 170, 172f., 177, 181, 195, 243, 265, 267f., 376
 Samassa 377
 Samuels 139
 Sanio 27, 29, 52, 99f.
 Sapéhin 300, 308
 Sarrabat 20
 Sasnowski 199f.
 Sauvageau 170
 Schacht 15, 17, 26f., 29, 41, 43, 52, 60, 243
 Schaffnit 211
 Schäfer 376
 Schaudinn 71f., 148, 250, 290f., 379
 Scherrer 300, 307f.
 Schiller 149
 Schimper 51, 56, 74, 91, 180, 324, 331, 333
 Schleicher 229, 244f.
 Schleiden 15, 26, 34, 36 bis 43, 50, 52f., 57—59, 88, 182, 197, 369
 Schmidt, A. 200
 —, B. 138, 297, 308
 —, E. W. 134f., 140—142, 272f., 300
 Schmitz 46, 49, 56, 70, 84, 88, 126, 248, 251
 Schnegg 104
 Schneider 45
 Schniewind-Thies 301
 Schober 101
 Schorler 239
 Schrammen 136, 267, 310
 Schröter 148, 268, 372—377
 Schryver 202
 Schulemann 233
 Schultz-Schultzenstein 17, 27
 Schultze, M. 54, 59f., 151, 243, 265, 269, 315, 357f.
 Schürhoff 96, 296
 Schütt 110, 226, 350
 Schwann 37, 40f., 50, 52 bis 55, 57—59, 88, 151
 Schwarz 116, 244, 268, 279, 302
 Schweidler 136, 143, 147, 325
 Schwendener 22, 30, 58, 173, 268, 379
 Seifriz 313
 Seligo 350
 Senn 80, 84, 91, 305, 326
 Shaw 340, 342
 Sierp 100, 102—105
 Simon 102, 117, 180f.
 Sjöwall 306
 Skrabal 210
 Smirnow 300
 Smith 147
 Smolák 84, 138
 Solereder 116
 Sorauer 104, 114, 116, 181
 Spencer 56, 150f., 220
 Sprengel 11f., 14f., 20, 22, 26, 28f., 31, 33f., 36, 58
 Stahl 89f., 123, 324, 361 bis 363
 Stange 362
 Stapf 116
 Stein 311
 Steinmann 205
 Stevens 302
 Stole 75
 Stoll 117, 190, 205
 Strasburger 17, 27, 34, 42 bis 48, 50, 55f., 58, 65f., 69, 78, 83, 86, 96, 99, 104, 124f., 128—138, 140, 141, 143, 156f., 218, 225, 228f., 240, 246, 248—251, 255, 267, 283, 287f., 292

bis 294, 301, 308, 310f.,
318, 322, 326f., 334f.,
339, 342, 346, 349, 369f.,
378
Stübel 227, 250, 267, 351,
368
Svedelius 300
Swingle 251, 300
Szűcs 318

Tangl 86, 124f., 133f., 136
Terletzki 128
Ternetz 140, 372f., 375
Theophrast 3f.
Thunberg 234
Timberlake 343
Tischler 46, 87, 97, 101,
201, 218, 240f., 300, 307
Tison 138
Tournefort 14
Townsend 56, 76, 78, 135,
259
Traube 317
Trécul 17
Treub 98, 138, 283, 294,
297
Treviranus 10, 12—16, 22,
23, 28f., 31, 33, 39, 49,
182, 243
Tröndle 79, 318
Trow 145
Tschermak, A. von 185f.,
188f., 192, 197f., 202,
207, 209, 212, 214
Tunmann 324

Ulehla 333f., 336f., 347f.,
350

Unger 25f., 33, 36f., 38,
41, 52, 58f.

Valentin 347
Velten 50, 255, 264, 270,
280, 364f., 369—371, 374
bis 376, 379f.
Verworn 51, 54, 56, 66, 78,
196, 218, 260, 268, 270,
279, 330, 347, 357f., 361,
379
Vesal 4
Veydowsky 252, 286
Virchow 43, 53f., 55, 60,
122f., 183, 279
Vöchting 35, 102, 114, 116,
118—121, 133, 178—181,
183
Vouk 352, 359, 374, 360
bis 363
Vries, de 49, 51, 56, 60,
120, 220, 312, 314, 316,
320, 322, 331f., 365, 369,
375, 378

Wager 70, 302, 340
Wahrlich 126, 131
Wakker 102, 280, 324
Waldeyer 45
Wallin 325
Warburg 210, 257
Wasielewski 233
Webber 340, 344
Weber 264
Wehmer 205
Weimarn 188, 194
Weismann 47, 51, 55f., 60,
218, 220

Weiß 138
Went 292, 312, 315, 320
Wheeler 289
Whitman 151
Wiedersheim 102
Wiesner 51, 64, 98, 108,
184, 220, 222f., 225
Wigand 52, 217, 287,
364f.
Wildeman, de 157
Wille 126, 325
Willstätter 197, 205, 190
Wilson 55, 150, 225, 246,
250—254, 286—290, 292,
294, 342
Winkler 74, 79, 96, 98, 105,
136, 143, 146
Wisselingh, van 75, 84, 97,
102, 234, 325
Wolff, C. Fr. 10—13, 26,
28, 57
—, Chr. 39
Woronin 143, 372
Wortmann 116, 363
Wójcicki 116, 118

Yamanouchi 98, 343, 345

Zacharias 70, 74, 90, 197,
201, 205, 225, 235, 254,
284, 296f., 378
Zaleski 201
Zimmermann 125, 240, 300,
303, 309
Zollikofer 264
Zwaardemaker 185
Zsigmondy 185f., 188f.

Sachregister

Achromatische Figur s. Teilungsspindel
 Aggregation (*Drosera*) 331
 Aggregationsvermögen 195
 Allin 300
 Allinante 245, 300, 303, 307f.
 Alloplasma 80
 Alloplasmatische Bildungen 68, 280
 Amoeboide Bewegungen 351—363
 Ant 223, 300
 Archoplasma 288
 Basalkörper 339, 349
 Bioblasten 220
 Biogen 196, 221
 Biophoren 56, 220
 Blepharoplast 340
 Centralspindel 290
 Centrifugalkraft, Einfluß der 271—273
 Centrosomen 68, 290, 340
 Chemische Eingriffe 274—278, 377
 Chloroplastenbewegungen 74, 90
 Chondriosomen s. Cytosomen
 Chromidialsubstanz 72
 Chromosomen 45—48, 73 ff.
 Chromatin s. Karyotin
 Chromidialsubstanz 72, 235
 Chromiolen 222
 Cilien 333—351
 —, Degeneration 346
 —, Funktion 347—350
 —, Entstehung 337
 —, Struktur 337
 Cilienwurzeln 349
 Coeloblast 69, 165
 Coenocentrum 302
 Cuticula der Protisten 311
 Cytoblastem 36
 Cytoide 69
 Cytoplasma 48 ff., 66, 69 ff., 225 ff.
 —, Aggregationszustand 257—280
 —, Degenerationserscheinungen 264—279
 —, Heteromorphie 263
 —, Kapillaritätsgesetze 260—262
 —, Kolloidität 185
 —, Kontraktilität 255, 258, 267, 379
 —, Nekrobiose 279f.
 —, Oberflächenspannung 193, 260
 —, Polymorphie 252
 —, Selbstamputation 278f.
 —, Spezifisches Gewicht 332
 —, Vakuolisierung 276, 278
 —, vektoriale Struktur (Kristallinität) 194
 —, Viskosität 193, 264
 —, Wundheilung 280

Cytoplasmabewegungen s. Protoplasma-
 strömung
 — bei Pilzhypphen 372
 — bei Protisten 373
 Cytosomen 65, 244, 297—310
 Danysz-Phänomen 192
 Degenerationserscheinungen 264—279
 Dermatoplast 63
 Dermatosomen 52, 223
 Determinationsfaktoren 118, 177 ff.
 Deutoplasma 65
 Dickenwachstum 21—25
 Digressionsbewegung 365
 Eiweißreaktion 199, 254
 Ektoplasma 263, 311
 Elektrizität, Einfluß auf das Cytoplasma
 268—370, 375
 Elementarkörnchen 246
 Elementarorganismus 54, 155
 Elementarstruktur 154, 217—224, 254, 257
 Enchylema 65, 244, 252f., 277, 321
 Endoplasma s. Ektoplasma
 Endo-Ektoplasmaprozess 355
 Energide 54, 66
 Entmischung 188, 254, 257
 Entwicklungsgeschichte 11 ff., 26 f., 182
 Enzyme 207, 209
 Epidermis 31—33
 Ergastische Gebilde 65, 198
 Ergastoplasma 288
 Ergatül 218
 Ernährungsplasma s. Trophoplasma
 Extramembranöses Plasma 226
 Färbung 233—235
 Fadenstruktur s. fibrilläre Struktur
 Fermente 207, 209
 Fermentorganismus 217
 Fibrilläre Strukturen 244, 252, 256, 286,
 294 f., 301, 305
 Fixierung 227—234, 275
 Fließende Kristalle 193
 Flimmerbewegung 347
 — geißeln 337
 Fucosanblasen 325
 Fusionsgewebe 140
 Gefäße 16f.
 Gefäßbündel 18—20, 137
 Gefrieren d. Kolloide 189, 211
 Geißeln s. Cilien
 Gemmulae 56, 220
 Gen 181, 220

- Generatül 218
 Geotaxis 181
 Gerüsttheorien 248
 Gewebe 8, 111, 167—184
 —, Anordnung der Zellwände 155
 —, Entwicklungsgeschichte 176—182
 —, ontogenetische Entwicklung 177
 —, phylogenetische " 181
 Glitschbewegung 364
 Glochidien 323
 Grana 303
 Granula (Altmann) 223, 303
 Granulattheorie 246
 Granulation 333
 Gray bodies 344
 Gymnoplast 63

 Haptogenmembran 262, 316
 Hautschichte 40, 49, 65, 81, 243, 310—319
 Hemmungsfaktoren 180
 Heterokontie 336
 Histomeren 247
 Hormone 209
 Hyaloplasma 245, 252f.
 —, s. auch Ektoplasma u. Enchylema
 Hypoplasien 123
 Hysteresis 192

 Idioblasten 155
 Idioplasma 54, 56, 58, 66, 216, 218
 Idioplasson 220
 Idioplast 67
 Idiosomen 216
 Individualstoffe 180
 Inotagmen 349, 379
 Interzellulärsubstanz 52
 — interzelluläres Plasma 226

 Karyoide 303
 Karyokinese s. Kernteilung
 Karyoplasma 66
 Karyosomen 45, 66
 Karyotin 66, 73
 Keimplasma s. Idioplasma
 Kernplatte 45
 Kern s. Zellkern
 Kernanfänge 69, 72
 Kernplasmarelation 70, 78, 94, 97, 105
 Kernspindel s. Teilungsspindel
 Kerntasche 82
 Kernteilung 43—48, 73, 281—297
 Kinoplasma 225, 281, 288, 305, 318
 Kinoplasmastrahlungen 235, 294, 301
 Kleinstrukturen s. Mikroplasma
 Kolloidaler Zustand 185—189
 —, Bedeutung für die Lebenserscheinungen 190—193
 Körnerplasma 49, 65, 253
 Körnerschicht 243
 Korrelationen 178

 Lebesseinheiten 56
 —, s. Elementarstruktur
 Lebensreaktion 234
 Licht, Einfluß auf das Cytoplasma 268, 377

 Makrosomen 244
 Mechanische Eingriffe, Einfluß auf das
 Cytoplasma 270—273, 373
 — —, Einfluß auf die Zellform 117
 Membranbildung 51f.
 Meristem 27
 Metabolie 236
 Metamorphosenlehre 15
 Metaplasma 65, 198, 199
 Metaplasie 122
 Metastruktur 221, 246
 Mikroplasma 65, 81, 186
 Mikrosomen 65, 244, 247, 253
 Milchröhren (Fusion) 138
 Minimalflächengesetz s. PLATEAUSches Ge-
 setz
 Mitomtheorie 248
 Mitochondrien s. Cytosomen
 Mizell 195, 223
 Mizellarstruktur s. Elementarstruktur
 Molekularbewegung 259, 264
 Moneren 70
 Myelinformen 189, 306

 Nebencilien 350
 Nekrobiose 279
 Nekrose 279
 Nematoplasten 303
 Nucleolen 66
 —, extranucleäre 267, 309
 Nucleoplasma 66
 Nucleus s. Zellkern

 Oberflächenspannung 193
 Organbildende Stoffe 176f.
 Organplasma (REINKE) 199

 Pangene 220
 Pangentheorien 56, 220—224
 Paraplasma 65
 Peitschengeißeln 337
 Pellicula 311
 Periplasmodien 142
 Periplast 236
 Permeabilität 317—318
 Phragmoplast 79f., 296
 Physiologische Einheiten (SPENCER) 220
 Physoden 304, 325
 Plasmaverbindungen s. Plasmodesmen
 Plasmastrukturen 242—257
 Plasmodesmen 124—136
 Plasmodiellen 352
 Plasmolyse, Einfluß auf das Cytoplasma 203, 259, 274, 376
 Plasmorhyse 363
 Plasomen 52, 220
 Plastiden 68, 78f.
 Plastin 201
 Plastosomen 298
 PLATEAUSches Gesetz 157f., 236, 250
 Plectenchym 140
 Poliplasma 65
 Polkappen 292
 Polplasma 282—285

Polstrahlungen 285—289, 294
 Primordialschlauch 40, 48
 Primordialzelle 48
 Prochromosomen 47, 66
 Proteosomen 325
 Protomeren 247
 Protoplasma 39, 63—69
 — s. auch Cytoplasma
 Protoplasma mosaik 322
 Protoplasmaströmung 363—380
 Protoplasmatheorie 58, 151
 Protoplasme supérieur 288
 Protoplast 50, 54, 64
 —, Verschmelzung 148
 Protoplastin (HANSTEIN) 196
 Pseudofusion 149
 Pseudomitose 70
 Pseudopodien 354—359

 Radiumstrahlen, Einfluß der 268
 Randwinkelgesetz 261
 Reaktionsgeschwindigkeit im Stoffwechsel 208
 Realisationsfaktoren 118, 177 ff.
 Rhizoplast 339
 Riesenzellen 104 f.
 Röntgenstrahlen, Einfluß der 268
 Rotationsströmung 364, 369—374

 Safttraum s. Vakuolen
 Saumgeißeln 336
 Schaumstruktur s. Wabenstruktur
 Schnallenbildung 139 f.
 Schreckreaktion der Amöben 358
 — des Cytoplasmas 265—268, 271
 Schutzkolloide 191
 Sekretbehälter (Fusionen) 138
 Selbling 64, 150
 Selbststrahlung 295
 Sexuelle Fusionen 143—145, 148
 Siebröhren (Fusionen) 140
 Spezifische Struktur 216
 Sphären 290
 Spiegelfärbung 234
 Spindelfasern 45, 292—295
 Springbrunnenartige Rotation 367
 Spumoidstruktur s. Wabenstruktur
 Stachelkugeln 368, 370
 Stomata 31—33
 Struktur anomalies an Zellen 116 f.
 Strukturtheorien 245—257
 Symmetrie in der Zelle 81—90
 — in den Geweben 183
 Symplastenbildung s. Zellfusionen
 Syncytium 150

 Teilungsanomalien 115
 Teilungsgröße 92 f.
 Teilungsspindel 45, 289—297
 Temperatur, Einfluß auf das Cytoplasma 264—268, 373 f.
 Tonoplast 49, 314

Trophoplasma 218, 225, 288
 Tüpfel 27—30
 Tüpfelfäden 131

 Ultramikronen 185, 245, 264
 Ultrastruktur s. Elementarstruktur

 Vakuolen 320—333
 — Gas- 325
 —, kontraktile 326 f.
 —, Pulsfrequenz 327
 —, Schleim- 325
 — Verdauungs- 324
 Vakuolenhaut 49, 310, 322
 Vakuolenwand s. -haut
 VAN'T HOFFsche Regel 210
 Vektoriale Struktur 194
 Vergleichende Anatomie 183 f.
 Vibrionen 303
 Viskosität 191, 193, 264
 Vitalfärbung 233
 Vitül 200, 223
 Vitülaute 65

 Wabenbildung 277 f.
 Wabenstruktur 188, 190, 256, 262, 276 bis 278, 322
 Wabentheorie 249—252, 256
 Wachstumsanomalien 115—123
 Wandfäden 131
 Wandskulpturen 91
 —, Entstehung 14, 236, 241
 Wimperkörperchen 372
 Wuchsenzyme 178, 209

 Zellaggregat 150, 164
 Zelle, Begriff 13, 63
 —, chemische Organisation 196—198
 —, Gliederung 69
 —, Größenverhältnisse 91—106
 —, physikalische Organisation 185—195
 —, Symmetrieverhältnisse 81—91, 183
 — s. auch Cytoplasma
 Zellbildung 35—42
 — s. auch Zellteilung
 Zelldynamik (Energetik) 207, 212
 Zellenrepublik 153
 Zellentheorie 13 f., 52—60, 151
 Zellformen 106—120
 —, abnorme 114—118
 —, Umdifferenzierung 120—123
 Zellfusion 137—146
 Zellindividuum 166
 Zellkern 69—78
 —, Wirkungssphäre 87
 Zellkolonien 164
 Zellteilung 40 f., 281—297
 Zellunion 150
 Zellverbände 164—171
 Zentralkörper 69
 Zirkulationsströmung 364, 366—369
 Zygoplast 150, 389
 Zygote 150

Revision der Anthophyten-Namen ¹⁾

von Prof. Dr. K. FRITSCH (Graz)

Die giltigen Namen, welche in *Kursivdruck* wiedergegeben sind, wurden, insoweit es sich um Pflanzen handelt, die in Mitteleuropa wild oder verwildert (bezw. eingeschleppt) vorkommen, der im Erscheinen begriffenen 3. Auflage von K. FRITSCH „Exkursionsflora für Österreich“, sonst zumeist dem bekannten Werke von ENGLER und PRANTL „Die natürlichen Pflanzenfamilien“ entnommen.

Abies pectinata (S. 133) = *A. alba* Mill.

Chamaerops excelsa (S. 130) = *Trachycarpus excelsa* (Thunb.) Wendl.

Dichorisandra „undulata“ (S. 100) = *D. undata* Linden.

Impatiens glandulifera (S. 98, 99) = *I. Roylei* Walp.

Impatiens „glandulosa“ (S. 148) = *I. Roylei* Walp.

Laburnum vulgare (S. 134) = *L. anagyroides* Med.

Lychnis dioica (S. 244) = *Melandryum silvestre* (Schk.) Röhl.

„*Momordica*“ (S. 276, 277) = *Ecballium*.

Momordica elaterium (S. 265, 303) = *Ecballium elaterium* (L.) Rich.

Najas major (S. 365) = *N. marina* L.

Nelumbium speciosum (S. 99) = *Nelumbo nucifera* Gärtn.

Pinus balsamea (S. 130) = *Abies balsamea* (L.) Mill.

Sida Napea (S. 365) = *Napaea dioica* L.

Tradescantia discolor (S. 32) = *Rhoeo discolor* (L'Hérit.) Hance.

Trianea (S. 274, 275, 287, 325, 376) = *Hydromystria*.

Trianea (*Trianaea*) *bogotensis* (S. 256, 260, 265, 276, 303, 368)
= *Hydromystria stolonifera* G. F. Mey.

Urtica baccifera (S. 374) = *Urera baccifera* (L.) Gaudich.

¹⁾ Wenngleich systematisch-nomenklatorische Fragen dem Anatomen und Physiologen ferner zu liegen pflegen, so schien es dem Herausgeber doch wünschenswert, wenn wenigstens die im Texte gebrauchten und zumeist aus der Spezialliteratur übernommenen Anthophyten-Namen so weit überhaupt möglich nach den geltenden Prinzipien der Systematik und Nomenklatur revidiert werden, wenn dadurch auch nichts anderes erreicht würde, als daß sich der Gebrauch der geltenden Namen in anatomischen Arbeiten mehr als bisher einbürgert. Der Wert einer einheitlichen und korrekten Nomenklatur ist aber auch von nicht zu unterschätzender wissenschaftlicher Bedeutung, wie wohl hier nicht näher auseinandergesetzt zu werden braucht. Der Herausgeber glaubte dieses Ziel ohne Belastung der Mitarbeiter mit nomenklatorischen Fragen am einfachsten erreichen zu können, wenn jedem Bande soweit als nötig eine Liste der revidierten Namen beigegeben wird, deren Bearbeitung Herr Kollege Prof. Dr. K. FRITSCH in dankenswerter Weise übernahm. Leider mußte aus naheliegenden Gründen von einer Revision der Namen von Thallophyten, Moosen und Pteridophyten Abstand genommen werden.

Berichtigungen

- Seite 3, Anm. 1, statt SACHS (1868) lies SACHS (1875).
„ 15, Zeile 18 von oben, statt LEUVENHOEK lies LEEUVENHOEK.
„ 68, Zeile 24 von oben, statt „sind alloplasmatische“ lies „sind
solche alloplasmatische“.
„ 72, Zeile 3 von unten, statt *hirundella* lies *hirundinella*.
„ 81, Fig. 25, statt HARPNER lies HARPER.
„ 90, Zeile 8 von oben, statt *Botrytis* lies *Botrydium*.
„ 107, Fig. 52, statt *hirundella* lies *hirundinella*.
„ 109, Zeile 8 von unten, statt *Botrytis* lies *Botrydium*.
„ 110, Fig. 56, statt *Ornithocerus* lies *Ornithocercus*.
„ 145, Fig. 78, statt *Spaerotheca* lies *Sphaerotheca*.
„ 146, Zeile 7 von unten, statt „spricht“ lies „spielt“.
„ 149, Anm. 2, statt HAUPTFLEISCH lies TOWNSEND.
„ 168, Fig. 91, statt *attemata* lies *attenuata*.
„ 241, Fig. 105 statt „Mikrosporangien“ lies „Mikrosporangium“.
„ 261, Zeile 9 von oben lies „breite Pseudopodien“.
„ 267, Zeile 7 von unten statt MOLLIART lies MOLLIARD.
„ 273, Fig. 121, statt *Clodophora* lies *Cladophora*.
„ 291, Fig. 129, statt *Sirurella* lies *Surirella*.
„ 303, Zeile 19 von unten, statt *rubrum* lies *rubescens*.
„ 333, Zeile 8 von oben, statt *Aldrovandia* lies *Aldrovanda*.